

ИОННЫЕ КАНАЛЫ В ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ У ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Обзор

© 2023 М.А. Мудрилов, М.М. Ладейнова, Д.В. Кузнецова, В.А. Воденев*

*Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского,
Институт биологии и биомедицины, кафедра биофизики, 603022 Нижний Новгород, Россия;
электронная почта: v.vodeneev@mail.ru*

Поступила в редакцию 21.06.2023

После доработки 16.09.2023

Принята к публикации 18.09.2023

Электрические сигналы (ЭС) растений, возникающие при действии различных внешних факторов, играют важную роль в адаптации к изменяющимся условиям окружающей среды. Генерация ЭС в клетках высших растений связана с активацией потоков Ca^{2+} , K^+ , анионов, а также изменением активности H^+ -АТФазы плазмалеммы. В настоящем обзоре на основе сопоставления данных молекулярно-генетических и электрофизиологических исследований выполнен анализ молекулярной природы ионных каналов, вносящих вклад в передачу ЭС у высших растений. На основе таких характеристик ионных каналов, как селективность, механизм активации, а также внутриклеточная и тканевая локализация, из широкого разнообразия ионных каналов высших растений выделены те, которые отвечают требованиям к потенциальным участникам генерации ЭС. Анализ данных экспериментальных исследований, выполненных на мутантах с подавленной или усиленной экспрессией гена определённого канала, выявил те каналы, активация которых вносит вклад в формирование ЭС. К числу каналов, ответственных за возникновение потока Ca^{2+} при генерации ЭС, относятся каналы семейства GLR, потока K^+ – GORK, анионов – MSL. Рассмотрение перспектив дальнейших исследований говорит о необходимости объединения в рамках единого исследования электрофизиологических и генетических подходов наряду с анализом ионных концентраций в интактных растениях.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: электрические сигналы у растений, дистанционные сигналы, ионные каналы, потенциал действия, переменный потенциал.

DOI: 10.31857/S0320972523100056, EDN: OTUVVP

ВВЕДЕНИЕ

Растения в естественной среде обитания подвергаются действию различных неблагоприятных факторов окружающей среды. Для развития скоординированного системного ответа на действие внешних факторов необходима передача дистанционных сигналов. У растений выделяют три типа дистанционных сигналов – химические, гидравлические и электрические, различающиеся как по природе, так и по скорости распространения. Электрические сигналы (ЭС), скорость

распространения которых у растений может достигать десятков сантиметров в секунду, наряду с гидравлическими относятся к быстрым дистанционным сигналам [1–4].

Распространение ЭС вызывает широкий спектр функциональных изменений в нераздражённых частях растения. Индуцированные ЭС ответы включают изменение активности фотосинтеза и транспирации, усиление дыхания, изменение содержания АТФ, экспрессию защитных генов и др. [1, 3, 5]. Такие изменения играют важную роль в адаптации растений к изменяющимся условиям окружающей среды.

Принятые сокращения: АФК – активные формы кислорода; ВП – переменный потенциал; ПД – потенциал действия; СП – системный потенциал; ЭС – электрический сигнал; CNGC – cyclic nucleotide-gated channels, каналы, управляемые циклическими нуклеотидами; DAMP – damage-associated molecular pattern, молекулярный паттерн, связанный с повреждением; GLR – glutamate-like receptor, ионотропные глутаматные рецепторы; MSL – mechanosensitive-like channels, механочувствительно-подобные каналы.

* Адресат для корреспонденции.

Известно, что механизмы индукции ЭС системного ответа у растений основаны на изменениях ионных концентраций во время генерации ЭС, среди которых особо важную роль играют сдвиги концентраций Ca^{2+} и H^+ [5, 6]. Приводящие к изменениям концентраций ионные потоки возникают вследствие изменения активности ион-транспортирующих систем, в первую очередь ионных каналов [2, 3, 7]. Однако вопрос о молекулярной природе таких каналов остаётся открытым.

Идентификация молекулярной природы ионных каналов, участвующих в генерации ЭС у высших растений, сопряжена с рядом трудностей. В первую очередь необходимо отметить, что исследование параметров ЭС и механизмов их генерации проводилось на растениях различных видов. В частности, традиционным объектом исследования в электрофизиологии растений являются локомоторные растения. Другим модельным объектом, на котором был получен значительный объём данных о механизмах генерации ЭС и впервые была экспериментально показана роль ионных каналов, служили гигантские клетки харовых водорослей, удобные для исследований с методической точки зрения [8–11]. В то же время модельным объектом в молекулярно-генетических исследованиях растений является арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* L.), на котором выполнено относительно небольшое количество работ по изучению ЭС. Вышесказанное не позволяет прямо сопоставить электрофизиологические и молекулярно-генетические данные, представленные в литературе. В настоящем обзоре предпринята попытка такого сопоставления: рассматриваются сведения о природе ионных потоков, лежащих в основе механизмов генерации ЭС, приводятся данные об ионных каналах, генетическая принадлежность которых идентифицирована на сегодняшний день, а также выполняется анализ наиболее вероятных участников процесса генерации ЭС у высших растений.

ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В состоянии покоя величина электрического мембранного потенциала клеток растений находится в значительно более отрицательной области по сравнению с клетками животных и составляет ниже -100 мВ, а для некоторых растений и отдельных тканей ниже -200 мВ. Столь большие значения обусловлены значительным вкладом создаваемой за счёт

работы H^+ -АТФазы плазмалеммы метаболической компоненты в общую величину электрического потенциала [6, 8]. Электрический трансмембранный потенциал как составляющая электрохимического градиента является движущей силой мембранного транспорта, в том числе для потока ионов при генерации ЭС. В настоящее время у растений выделяют три типа ЭС: потенциал действия (ПД), вариабельный потенциал (ВП) и системный потенциал (СП) [1, 3, 7, 12]. Последний в силу недостаточной изученности лежащих в его основе механизмов не рассматривается в настоящем обзоре. Разделение сигналов на различные типы основано на нескольких характеристиках, включая направленность изменения потенциала (де-/гиперполяризация), длительность электрической реакции, характер распространения, а также типичные раздражители, которые индуцируют сигнал определённого типа.

ПД представляет собой переходную деполяризацию амплитудой несколько десятков мВ, имеющую характерную импульсную форму, возникающую по пороговому принципу и подчиняющуюся закону «всё или ничего» [1, 6, 12, 13]. Отмеченные свойства ПД растений сходны с таковыми для классического нервного импульса. Основные же различия связаны с временными характеристиками реакции: длительность ПД у растений в тысячи раз больше длительности нервного импульса — от нескольких секунд у локомоторных, таких как мимоза и венерина мухоловка, до нескольких десятков секунд у обычных, нелокомоторных растений [1, 13].

Механизм генерации ПД в клетках растений (рис. 1) также отличается от классической Na^+/K^+ -схемы нервного импульса. У растений формирование фазы деполяризации ПД связано с входящим потоком Ca^{2+} и выходящим потоком анионов, прежде всего Cl^- , а также, вероятно, со временным снижением активности H^+ -АТФазы. При этом ионы Ca^{2+} играют преимущественно сигнальную роль, вызывая активацию потока анионов и инактивацию H^+ -АТФазы [1, 12, 13]. В то же время для отдельных видов растений продемонстрирована определяющая роль Ca^{2+} в изменении величины электрического потенциала при формировании фазы деполяризации [14, 15], что показывает вариативность механизма генерации ПД среди различных растений. Формирование фазы реполяризации связано с выходящим потоком K^+ , значительная движущая сила для которого возникает при деполяризации, а также с реактивацией H^+ -АТФазы вследствие удаления из клетки избытка ионов Ca^{2+} [3, 8, 13].

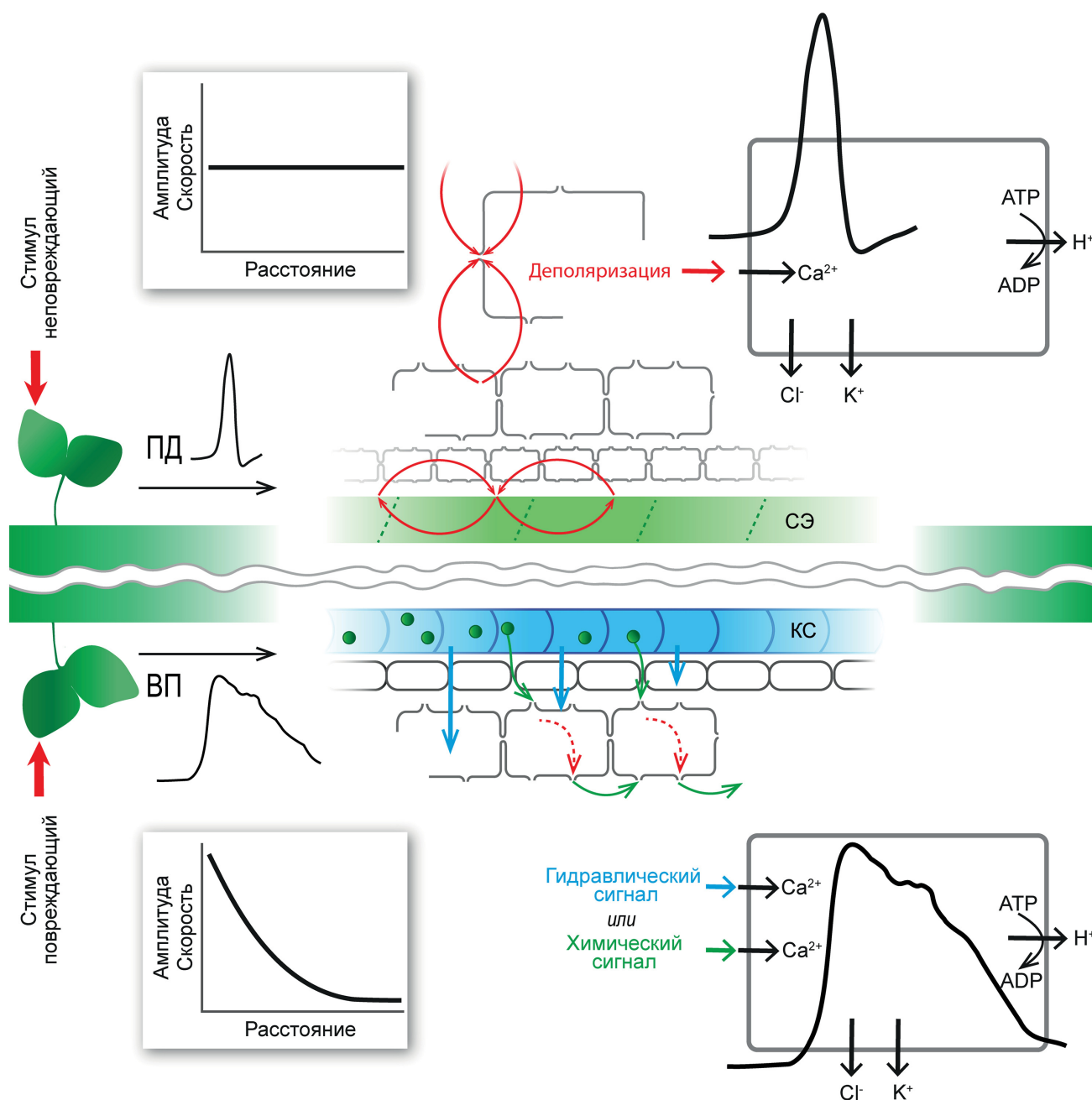


Рис. 1. Схема генерации и распространения потенциала действия (ПД) и варибельного потенциала (ВП) по проводящим тканям высших растений. Неповреждающий стимул вызывает генерацию ПД, который распространяется преимущественно по флоэме вследствие возникновения локальных токов (обозначены красными стрелками). Повреждающий стимул вызывает ВП, который распространяется вследствие передачи по ксилеме химического (обозначено зелёными точками) или гидравлического сигнала (обозначено голубыми стрелками). На схеме справа представлены механизмы генерации ПД и ВП (пояснения в тексте). КС — ксилема, СЭ — ситовидные элементы

Распространение ПД по растению (рис. 1) происходит без значительного снижения амплитуды и скорости, которая составляет обычно от долей до нескольких см/с, достигая 8–10 см/с у локомоторных растений [1, 7, 16]. Бездекрементное распространение ПД указывает на то, что этот процесс является активным: генерация ПД вызывает деполяризацию клеток в соседних участках до порогового уровня вследствие возникновения локальных

токов и последующую активную генерацию ПД в этих участках [8, 12, 13]. В целом, можно говорить о принципиальном сходстве механизма распространения нервного импульса и ПД у растений, несмотря на меньшую на 2–3 порядка скорость последнего. Однако открытым остаётся вопрос об основных путях передачи ПД у высших растений. Проводящие пучки высших растений являются общепризнанным путём системной передачи сигналов

всех типов, включая электрические [1, 5, 7]. Предположительно, клетки флоэмы — как ситовидные элементы, так и флоэмная паренхима — ответственны за незатухающую передачу ПД [1, 3]. Также имеет место радиальное распространение ПД от проводящих пучков к соседним клеткам благодаря связям через плазмодесмы, вероятно, уже в виде затухающего сигнала [1, 12, 13].

Генерацию ПД вызывают различные повреждающие стимулы, включая изменение температуры, освещённости, прикосновение и др. Механизмы преобразования энергии действующего стимула в изменения потенциала и роль определённых ионных каналов в этом процессе рассмотрены в соответствующих обзорах [3, 7, 17]. Отдельно необходимо подчеркнуть, что генерацию ПД у растений, как и в нервном волокне, можно индуцировать путём прямой электрической стимуляции [15], что свидетельствует об определяющей роли потенциал-зависимых ионных каналов в индукции ПД.

ВП (рис. 1), как и ПД, представляет собой переходную деполяризацию амплитудой несколько десятков мВ, однако имеет гораздо большую длительность, до нескольких десятков минут, и нерегулярную форму [1, 3, 7, 13, 16]. Отмечая большую продолжительность ВП, в силу чего его часто обозначают как «медленная волна потенциала» (SWP, slow wave potential), нужно подчеркнуть, что причиной этого является медленная фаза реполяризации ВП, в то время как продолжительность деполяризации обычно не превышает нескольких секунд, как и в случае ПД. ВП, в отличие от ПД, не подчиняется правилу «всё или ничего», его амплитуда и длительность зависят от типа стимула [18, 19] и площади повреждения [16]. Скорость распространения ВП составляет 0,1–10 мм/с. По мере удаления от места стимуляции наблюдается декремент амплитуды и скорости его распространения [1, 3, 6, 13]. Генерацию ВП вызывают повреждающие стимулы [1, 3], такие как ожог [18, 19], механическое повреждение [18, 20, 21] и нагрев [18, 19, 22].

В качестве основного механизма формирования ВП (рис. 1) длительное время рассматривалось исключительно переходное угнетение активности H^+ -АТФазы плазмалеммы [13, 16]. Впоследствии было показано, что, наряду с переходной инактивацией протонного насоса, вклад в генерацию ВП вносят пассивные потоки ионов Ca^{2+} , Cl^- и K^+ , которые, вероятно, возникают при активации соответствующих ионных каналов [7, 23, 24]. Как и в случае ПД, на начальном этапе генерации ВП происходит

вход Ca^{2+} в клетку, что вызывает снижение активности H^+ -АТФазы, значительно более продолжительное, чем при ПД. В формировании фазы деполяризации также вносит вклад поток анионов, в частности Cl^- [5, 12, 25, 26]. Формирование фазы реполяризации происходит благодаря восстановлению активности H^+ -АТФазы, а также, вероятно, выходу из клетки K^+ [1, 26]. Несмотря на то что в генерации как ПД, так и ВП участвует общий набор ионов (Ca^{2+} , Cl^- , K^+ , H^+), ион-транспортующие системы клеточных мембран, ответственные за их перенос, вероятно, различаются для двух типов ЭС. Косвенным доказательством этого является такая особенность ВП, как его способность возникать в период абсолютной рефрактерности для ПД [8, 16].

В отличие от ПД, ВП не является самораспространяющимся ЭС (рис. 1), представляя собой локальную электрическую реакцию, индуцированную гидравлическим или химическим сигналом [1, 5, 7, 26]. Возможность вызвать ВП путём искусственного повышения давления [27] подтверждает роль гидравлической волны в его индукции, предполагая активацию механочувствительных ионных каналов [1, 16, 26]. В роли химического сигнала, предположительно, выступает распространение из зоны повреждения по проводящим пучкам «раневого вещества», вызывающего вход Ca^{2+} в клетку. Согласно современным представлениям, такими сигнальными молекулами могут быть активные формы кислорода (АФК), продуцируемые NADPH-оксидазами, вероятно, RBOHD (respiratory burst oxidase homolog D) [28]. Системное распространение H_2O_2 показано при действии типичных для ВП стимулов — при механическом повреждении, нагреве и сильном свете [28–30]. В свою очередь, Ca^{2+} способен активировать RBOHD, вызывая увеличение производства H_2O_2 [7, 31], что может обеспечивать самоподдержание распространяющегося сигнала.

Изложенные выше сведения о механизмах генерации и распространения ЭС у высших растений были получены с применением комплекса электрофизиологических методов, включающих анализ градиентов электрохимического потенциала различных ионов, регистрацию сдвигов ионных концентраций при возбуждении, варьирование ионного состава среды, ингибиторный анализ с применением блокаторов ионных каналов и др.

Прежде всего стоит отметить, что в основе генерации ЭС лежат пассивные потоки ионов по градиенту концентрации [6, 32]. Для Ca^{2+} присутствует значительный электрохимический

градиент ввиду низких концентраций Ca^{2+} в цитозоле и высоких — в апопласте и внутриклеточных компартментах, таких как вакуоль и ЭПР [33]. Содержание анионов в цитозоле превышает их содержание в апопласте [34], что в совокупности с отрицательным внутриклеточным электрическим потенциалом создаёт значительный направленный наружу градиент [6]. Для K^+ , находящегося близко к равновесному состоянию в покое, направленный наружу градиент возникает при деполяризации [6, 32, 35].

Вклад определённых ионов в генерацию ЭС исходно был исследован путём варьирования ионного состава среды с оценкой его влияния на параметры ЭС. Таким образом было выявлено участие Ca^{2+} , Cl^- и K^+ в генерации ПД у высших растений [8, 13]. Также благодаря этому был установлен источник повышения концентрации Ca^{2+} в цитозоле, которым является внеклеточное депо, поскольку хелатирование Ca^{2+} во внеклеточной среде ведёт к практически полному подавлению ПД и значительному, но не полному угнетению ВП [14, 25, 26].

В силу большой длительности генерация даже одиночного ЭС у растений, в отличие от животных, вызывает заметные сдвиги ионных концентраций. Относительные изменения сильнее выражены в тех компартментах, где концентрация соответствующего иона в покое низка — Ca^{2+} в цитозоле, K^+ и Cl^- в апопласте [36, 37]. Изменения концентраций ионов были зарегистрированы с помощью ряда методов, таких как ион-селективные электроды [24, 38], измерение ионного потока вибрирующими микроэлектродами (MIFE) [39], метод пламенной фотометрии и радиоактивных индикаторов [8], а также ион-чувствительные химические или генетически кодируемые флуоресцентные сенсоры [40]. Результаты свидетельствуют о входе в клетку Ca^{2+} и выходе из клетки K^+ и Cl^- при генерации как ПД, так и ВП [24, 26, 38]. Вышеуказанное в совокупности с данными о направленности движущей силы подтверждает, что потоки указанных ионов являются пассивными, движущимися через ионные каналы по градиенту электрохимического потенциала.

Классическим способом оценки активации ионных каналов является измерение электрического сопротивления мембраны при возбуждении. Генерация ПД у растений, как и в случае нервного импульса, сопровождается снижением сопротивления мембраны, что служит доказательством активации ионных каналов [26]. В отношении ВП длительное время

доминировала точка зрения об отсутствии падения сопротивления, что являлось одним из основных аргументов о ключевой роли электрогенного H^+ -насоса, а не ионных каналов, в формировании ВП [13, 16, 26]. Однако впоследствии было зафиксировано падение сопротивления во время генерации ВП, что указывает на активацию ионных каналов [25, 26].

Типы ионных каналов, активация которых обуславливает выявленные ионные потоки, формирующие ЭС, были исследованы с помощью блокаторов. Так, участие Ca^{2+} -каналов в генерации ЭС было показано путём подавления ЭС La^{3+} , блокатором Ca^{2+} -каналов всех типов, в случае как ПД [15, 41], так и ВП [22, 25]. Применение более специфичных блокаторов, а именно верапамила, блокирующего потенциал-зависимые каналы, а также неомидина и рутения красного, блокирующего выход Ca^{2+} из внутриклеточных источников, показало участие соответствующих Ca^{2+} -каналов в генерации ПД [15, 42, 43]. Gd^{3+} , ингибитор механочувствительных Ca^{2+} -каналов, подавлял распространение ВП в нераздражённые ткани, но не подавлял генерацию ВП в зоне стимуляции [24]. Блокаторы анионных каналов, такие как этакриновая кислота, 5-нитро-2-(3-фенилпропиламино)-бензойная кислота (NPPB, 5-nitro-2-(3-phenylpropylamino)-benzoic acid) и антрацен-9-карбоновая кислота (A-9-C, anthracene-9-carboxylic acid), снижают амплитуду и скорость деполяризации ПД [15, 41, 43] и ВП [24, 25, 38]. Блокатор K^+ -каналов тетраэтиламмоний (ТЭА) замедляет фазу реполяризации ПД, а также увеличивает амплитуду импульса и снижает продолжительность деполяризации [15, 41, 43]. Последнее указывает на то, что выход K^+ начинается на фазе деполяризации ПД, т.е. имеет место перекрытие деполяризующих и реполяризующих ионных потоков. В отношении ВП показано увеличение длительности фазы реполяризации под влиянием ТЭА [24, 25, 38].

Таким образом, исходя из результатов электрофизиологического анализа, можно заключить, что генерация ПД связана с активацией потенциал-зависимых Ca^{2+} -каналов, тогда как генерация ВП связана, прежде всего, с активацией лиганд-зависимых и механочувствительных Ca^{2+} -каналов. Анионные и K^+ -каналы принимают участие в процессе генерации как ПД, так и ВП. Также в генерацию ЭС важный вклад вносит H^+ -АТРаза плазмалеммы.

Анализируя роль ионных каналов в генерации ЭС у высших растений, рассматривают в первую очередь каналы плазмалеммы.

В то же время изменения ионных концентраций могут быть обусловлены активацией каналов, локализованных на мембранах внутриклеточных компартментов, в первую очередь самого крупного из них – вакуоли [33]. У харовых водорослей обнаружена электровозбудимость тонопласта и продемонстрирована роль вакуоли в качестве источника Ca^{2+} и Cl^- при генерации ЭС [10, 44]. Отдельные работы свидетельствуют о сходной роли вакуоли у других растений [10, 15], в том числе продемонстрирована электровозбудимость тонопласта и выход Ca^{2+} из вакуоли на растениях арабидопсиса [44]. Это говорит о необходимости принимать во внимание при анализе ионные каналы тонопласта, несмотря на отсутствие однозначных данных о его роли в генерации ЭС у высших растений.

Необходимо отметить, что на данный момент ни для одного из типов ЭС не идентифицирован полный набор генов ионных каналов, с работой которых связано формирование фаз деполяризации и реполяризации ЭС. Исходя из анализа данных электрофизиологических исследований, при отборе каналов, потенциально участвующих в генерации ЭС, следует руководствоваться следующими критериями: 1) селективность: прежде всего интересны каналы с Ca^{2+} -, K^+ - и Cl^- -проводимостью; 2) механизм активации, возможность активации при деполяризации, механическом или химическом стимуле; 3) локализация преимущественно на плазмалемме (и, возможно, на тонопласте) клеток проводящих тканей.

ИОННЫЕ КАНАЛЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

К настоящему времени охарактеризованы с применением электрофизиологических методов различные группы ионных каналов растений, однако, как подчёркнуто в обзоре Demidchik et al. [45], во многом остаётся неизвестно, какие гены кодируют эти каналы. За последние два десятилетия соотнесение молекулярно-генетических и электрофизиологических данных было в значительной степени выполнено для некоторых групп ионных каналов, таких как K^+ -каналы [46, 47]. В то же время для Ca^{2+} -каналов, в частности для Ca^{2+} -каналов плазмалеммы, активируемых деполяризацией, кодирующие гены выявлены не были [45]. В данном разделе систематизированы данные по известным группам ионных каналов, которые потенциально могут принимать участие в формировании ЭС растений (таблица).

Кальций-проницаемые каналы. Несмотря на широко известную важность кальция для жизнедеятельности растений, в том числе как вторичного мессенджера, у растений отсутствуют каноничные ионные каналы с Ca^{2+} -селективными фильтрами. Вместо них у растений имеются Ca^{2+} -проницаемые катионные каналы, способные пропускать также другие двух- и одновалентные катионы [45, 55], однако для удобства в большинстве работ это уточнение опускают, именуя их просто « Ca^{2+} -каналами», что сделано и в настоящем обзоре. По электрофизиологическим характеристикам Ca^{2+} -каналы растений делят на три группы: активируемые деполяризацией Ca^{2+} -каналы (DACC, depolarization-activated Ca^{2+} channels), активируемые гиперполяризацией Ca^{2+} -каналы (HACC, hyperpolarization-activated Ca^{2+} channels) и потенциал-независимые Ca^{2+} -каналы (VICC, voltage-independent Ca^{2+} channels), иногда отдельно выделяя из последней группы механочувствительные каналы (MSCC, mechanosensitive Ca^{2+} channels). Ещё раз отметим, что гены, кодирующие DACC плазмалеммы, до сих пор не выявлены. Ca^{2+} -Каналы также классифицируют по кинетике активации, по которой их делят на быстро активирующиеся (за миллисекунды), медленно активирующиеся (за секунды) и каналы импульсной проводимости (1–3 мс) [45, 55].

С помощью молекулярно-генетических подходов у высших растений на данный момент выявлены следующие семейства Ca^{2+} -каналов: ионотропные глутаматные рецепторы (GLR, glutamate-like receptor); каналы, управляемые циклическими нуклеотидами (CNGC, cyclic nucleotide-gated channels); аннексины (ANN, annexins); двухпоровые каналы (TPC, two-pore channels); каналы MID-1-комплементарной активности (MCA, Mid1-complementing activity channels); индуцирующиеся гиперосмольностью Ca^{2+} -каналы (OSCA1, hyperosmolality-induced $[\text{Ca}^{2+}]_i$ increase 1) и пьезоканалы (Piezo) [45, 55], а также недавно выявленные быстро активируемые механочувствительные Ca^{2+} -каналы (RMA, rapidly activated calcium mechanosensitive channel) [95].

GLR представляют собой интегральные мембранные белки, локализованные преимущественно на плазмалемме и проявляющие активность неселективного лиганд-зависимого ионного канала, электрофизиологически относящегося к VICC. Их лигандами могут выступать различные аминокислоты и их производные, причём ряд активаторов является специфичным для отдельных каналов семейства [45, 48, 55]. Экспрессия генов GLR

Ca²⁺-, K⁺- и анионные каналы высших растений и их характеристика

Канал	Селективность	Клеточная локализация	Тканевая локализация	Стимул	Регуляция	Ссылка
GLR1.1			лист, корень, цветок , стручки	↓Ψ _w		[48]
GLR1.2	Ca ²⁺	ПМ	лист, корень, пыльца	холод	Ser, Glu	[45, 48–51]
GLR1.3		ПМ	лист, стебель, корень	холод		[48, 49]
GLR1.4	Na ⁺ , K ⁺ , NH ₄ ⁺ , Cl ⁻	ПМ	лист, корень, стебель		Trp, Met, Phe, Leu, Tyr, Asn, Thr, Glu , Gly, Arg	[45, 48, 52]
GLR2.1			лист, стебель, корень, цветок , стручки		Glu	[48]
GLR3.1	Ca ²⁺	ПМ	лист, корень, ЗК, стебель	↓Ψ _w , МП	Met	[20, 48, 51, 53]
GLR3.2			лист, стебель, корень, ПТ	NaCl, МП	Ser, Met, Gly	[20, 48, 53]
GLR3.3	Ca ²⁺ > Na ⁺ = K ⁺		лист, корень, ПТ	БС, МП, Грв	Glu, Ala, Asn, Gln, Cys, Gly, Ser, GSH	[23, 48, 51]
GLR3.4	Ca ²⁺ > Na ⁺	ПМ, Ф, ЭМ	лист, стебель, корень, ЗК, ПТ	холод, NaCl, Прик	Asn, Ser, Gly, Ala, Glu, Glu , Cys, Asp	[48, 54, 55]
GLR3.5		ПМ, ЭМ		↓Ψ _w , МП	Met	[48, 51, 56]
GLR3.6	Ca ²⁺ > Na ⁺ = K ⁺	ПМ	лист, стебель, корень, ПТ	БС, МП	Glu	[23, 48, 51, 57]
GLR3.7	Ca ²⁺	ПМ	лист, стебель, корень	NaCl		[48]
CNGC1	Ca ²⁺ , K ⁺ , Pb ²⁺ , Na ⁺ , Zn ²⁺ , Mn ²⁺ , Cd ²⁺		корень, лист	М		[58]
CNGC2	Ca ²⁺ , Na ⁺ , K ⁺	ПМ	лист, ПТ, цветок, корень	БС, нагрев	cAMP, ATP	[58, 59]
CNGC3	K ⁺ , Na ⁺	ПМ, Ф	корень, ПТ, лист, стебель	NaCl	Na ⁺	[58, 60]
CNGC4	Ca ²⁺ , Na ⁺ , K ⁺			БС		[58]
CNGC5	Mg ²⁺ , Ca ²⁺ , Na ⁺	ПМ	лист, корень, ЗК		Гип, cGMP	[61]
CNGC6	Mg ²⁺ , Ca ²⁺ , Na ⁺	ПМ	цветок > листья > стручки > корень > стебель, ЗК	БС, нагрев	Гип, cAMP, cGMP	[58, 61, 62]
CNGC7 CNGC8		ПМ	пыльца			[63]
CNGC10	K ⁺ , Na ⁺	ПМ, ЭМ	корень > лист, мезофилл, эпидермис	Грв, NaCl		[58, 64]
CNGC11 CNGC12	Ca ²⁺ , K ⁺	ПМ		БС	cAMP, cGMP	[65]
CNGC14	Ca ²⁺	ПМ	корень	Грв	Ауксины, ATP	[66, 67]
CNGC15	Ca ²⁺	ПМ, ядро			NO ₃ ⁻	[67, 68]
CNGC16	Ca ²⁺		пыльца	нагрев	cGMP	[69]

Таблица (продолжение)

Канал	Селективность	Клеточная локализация	Тканевая локализация	Стимул	Регуляция	Ссылка
CNGC17		ПМ			cGMP	[70]
CNGC18	Ca ²⁺	ПМ	пыльца		cAMP, cGMP	[58]
CNGC19	Ca ²⁺	Т, ПМ, ЭМ	лист, корень, ПТ	БС, МП	Гип, cAMP, DAMP	[55, 58, 71]
CNGC20		Т, ЭМ	корень, ЗК, цветок, мезофилл	NaCl		[58]
ANN1	Ca ²⁺ = K ⁺ > Na ⁺	ПМ, Т, ЭМ, Цит	корень, эпидермис	NaCl, МП, холод, нагрев, ↓Ψ _w	ОН ⁻ , H ₂ O ₂ , НМ	[72–77]
ANN2	Ca ²⁺	ПМ, Цит	лист, корень, цветок, гипокотиль, стручки	↓Ψ _w , нагрев	CRY2	[72, 74]
ANN3	Ca ²⁺	ПМ, Цит	корень, гипокотиль, семядоли	↓Ψ _w , нагрев	CRY2	[74]
ANN4	Ca ²⁺ , K ⁺	ПМ, ЭМ	лист, корень, цветок, стебель	↓Ψ _w , NaCl, холод		[73, 76]
ANN5	Ca ²⁺ ?	ЭМ, ядро, Цит	цветок, стручки, пыльца, корень		[Ca ²⁺] _{цит}	[78, 79]
ANN8		ПМ, ядро		↓Ψ _w , NaCl		[80]
TPC1	Ca ²⁺ ≈ K ⁺ ≈ Na ⁺	Т	лист, ПТ, корень, цветок, эпидермис, мезофилл	БС, NaCl	Деп, [Ca ²⁺] _{цит} , [Ca ²⁺] _{вас} , ↓pH	[32, 45, 55, 81]
MCA1	Ca ²⁺	ПМ, Т, ЭМ	лист, ПТ, стебель, корень, цветок, стручки, эпидермис	холод, ↓Ψ _w , Грв	НМ	[82, 83]
MCA2	Ca ²⁺	ПМ, Т, ЭМ	лист, ПТ, стебель, корень, цветок, стручки	холод, Грв		[82, 83]
OSCA1.1	K ⁺ > Ba ²⁺ ≈ Ca ²⁺ > Na ⁺ = Mg ²⁺ = Cs ⁺	ПМ	лист, корень, цветок, ЗК	↓Ψ _w	НМ	[84]
OSCA1.3	Ca ²⁺	ПМ	ЗК	БС	DAMP	[85]
OSCA1.7	Ca ²⁺ ?			БС	DAMP	[85]
Piezo1	Ca ²⁺ ?	Т	лист, гипокотиль, корень, ПТ	БС, Прик	НМ	[86, 87]
DEK1	Ca ²⁺	ПМ	эпидермис		НМ	[88]
MSL1	Cl ⁻ ≈ K ⁺	ЭМ, НМ		нагрев, М, ↓Ψ _w , NaCl	НМ	[55, 89]
MSL2, MSL3		ЭМ, НМ		↓Ψ _w		[90]
MSL4, MSL5, MSL6		ПМ	корень		НМ	[90]
MSL8	Cl ⁻ > Na ⁺	ПМ, ЭНР, Т	пыльца		НМ	[45, 91]

Таблица (окончание)

Канал	Селективность	Клеточная локализация	Тканевая локализация	Стимул	Регуляция	Ссылка
MSL9	$\text{Cl}^- > \text{Ca}^{2+}$	ПМ, ЭМ		$\downarrow \Psi_w$	НМ	[90, 92]
MSL10	$\text{Cl}^- > \text{Ca}^{2+} \approx \text{Na}^+$	ПМ, ЭМ	ПТ	$\downarrow \Psi_w$	НМ	[90, 92–96]
SLAC1	Cl^- , NO_3^-		ЗК, гипокотиль	БС, $\downarrow \Psi_w$, Темн	АБК, Ca^{2+}	[32, 97, 98]
SLAH1	Cl^- , NO_3^-		корень			[32, 97, 98]
SLAH2	NO_3^-		корень			[32, 34, 97, 98]
SLAH3	NO_3^-		корень, лист, ЗК		Деп, pH, АБК, NO_3^-	[32, 34, 97–99]
ALMT6	малат, фумарат $>$ цитрат, Cl^- , NO_3^-	Т	лист, ЗК, цветок, корень		Ca^{2+} , pH, малат	[100, 101]
ALMT12/ QUAC1	малат и сульфат		ЗК		Деп, малат	[32, 98]
TMEM16A		ЭМ			Ca^{2+}	[32, 102]
DTX33 DTX35		Т	корень, лист, ЗК, цветок, стебель		pH	[103]
VCCN1	$\text{Cl}^- > \text{NO}_3^-$	ЭМ	лист, цветок	свет	Деп, Ca^{2+}	[104]
GORK1	K^+ , NH_4^+		корень, ЗК, лист	БС, NaCl, АФК	Деп, H_2O_2 , рН , Гип	[47, 105, 106]
SKOR	$\text{K}^+ > \text{Na}^+$		корень, ПТ, стебель, лист		Деп, H_2O_2 , $[\text{K}^+]_{\text{in}}$, рН	[47, 107]
KAT1	K^+	ПМ, ЭМ	ЗК	свет	Гип, АБК	[47, 108–110]
KAT2	K^+	ПМ	ЗК		Гип, рН	[47, 108, 109]
KC1	K^+	ПМ	корень, ЗК, лист		рН	[47, 109]
AKT1	$\text{K}^+ > \text{Na}^+$	ПМ	Корень		Гип, рН	[47, 108, 109]
AKT2	K^+	ПМ	ПТ		Гип, Ca^{2+} , cAMP, рН	[47, 105, 109, 111]
TPK1	$\text{K}^+ > \text{NH}_4^+ \gg \text{Na}^+$	Т	ЗК, корень, мезофилл, ПТ, пыльца	NaCl	$[\text{Ca}^{2+}]_{\text{cyt}}$, АБК, CO_2 , рН , рН	[47, 112]
TPK4	$\text{K}^+ > \text{NH}_4^+ \gg \text{Na}^+$	ПМ	корень, пыльца		НМ, рН , $[\text{Ca}^{2+}]_{\text{out}}$, рН	[47, 113]
KCO3	K^+	Т	лист, стебель, корень, цветок, ПТ	$\downarrow \Psi_w$		[47, 114]
SPIK	K^+	ПМ	пыльца		Гип, pH	[47, 115]

Примечание. Зачёркнутым отображено показанное отсутствие указанной селективности, локализации и т.д. Сокращения: ПМ – плазматическая мембрана, Т – тонопласт, ЭМ – эндомембраны, Цит – цитозоль, ЗК – замыкающие клетки, ПТ – проводящие ткани, $\downarrow \Psi_w$ – осмотический стресс, БС – биотический стресс, М – тяжёлые металлы, МП – механическое повреждение, АБК – абсцизовая кислота, Грв – гравитация, Прик – прикосновение, Темн – темнота, НМ – натяжение мембраны, Деп – деполяризация, Гип – гиперполяризация, DAMP – молекулярный паттерн, связанный с повреждением (damage-associated molecular pattern).

наблюдается во всём растении, хотя некоторые из них являются в той или иной степени органо- и тканеспецифичными (таблица). Ряд GLR имеет локализацию преимущественно в проводящих тканях, по которым у растений происходит распространение ЭС [48, 55, 116]. Стимулы, индуцирующие активацию GLR, весьма разнообразны и включают засуху, холод, биотические стрессоры и механические повреждения [48, 51, 55, 116]. Хорошо известно, что данный набор стимулов вызывает также изменения как мембранного потенциала, так и внутриклеточной концентрации Ca^{2+} [3], что в совокупности с локализацией делает каналы этой группы весьма вероятными кандидатами на участие в генерации ЭС в высших растениях.

CNGC являются низкоселективными катионными каналами, структурно близкими к рассматриваемым далее K^+ -каналам шейкер-типа. Для ряда CNGC показана активация как циклическими нуклеотидами, такими как cAMP и cGMP, так и гиперполяризацией, что позволяет одновременно отнести их к электрофизиологическим группам HACC и VICC [45, 55, 58]. CNGC преимущественно локализованы на плазмалемме, а также присутствуют на ядерной мембране и тонопласте. Многие CNGC тканеспецифичны и в основном представлены в проводящих тканях, эпидермисе и замыкающих клетках [55, 58, 116]. Для каналов этой группы показано участие в восприятии различных стимулов и/или защитном ответе на стрессоры, в том числе те, которые вызывают изменение электрической активности [3], включая засоление, засуху, изменение температуры, патогены, тяжёлые металлы и др. (таблица) [55, 58, 67, 116]. Локализация CNGC на плазматической мембране клеток проводящих тканей, а также их электрофизиологические свойства позволяют предположить участие отдельных кандидатов этого семейства каналов в генерации ЭС высших растений.

Аннексины представляют собой группу цитоплазматических белков, способных связываться с фосфолипидами плазмалеммы, тонопласта и мембраны ЭПР и выполнять функции низкоселективных катионных каналов, вероятно, относящихся к группе VICC [45, 55]. Стимулы, индуцирующие активацию ряда каналов данного семейства, включают засуху, засоление, изменение температуры. В качестве регулятора активности аннексинов могут выступать АФК (таблица), которые, как отмечено выше, могут служить индукторами ВП [45, 55, 72–74].

TPC представлены в арабидопсисе единственным геном *TPC1*, повсеместно экспрессирующимся в тканях растения на вакуолярной мембране. Белок TPC1 является слабоселективным катионным каналом с медленной кинетикой активации, с небольшим преимуществом для Ca^{2+} [55, 116]. Известно, что TPC1 активируется деполяризацией и цитозольным Ca^{2+} [45, 55]. TPC1 участвует в защитном ответе на разнообразные стрессоры, такие как засоление, наводнение, атаки вредителей и т.д., участвует в закрытии устьиц, гормональной регуляции и продукции АФК NADPH-оксидазами [45, 55, 116], т.е. физиологических процессах, регуляция которых связана с передачей ЭС [1, 2, 4, 5, 7]. По таким критериям, как селективность, локализация на тонопласте и механизм активации, канал TPC1 является перспективным кандидатом на роль участника в электрической сигнализации.

Рассмотрение механочувствительных Ca^{2+} -каналов следует начать с каналов семейства MCA [45, 55], которые локализованы на плазмалемме и особенно интенсивно экспрессируются в проводящих тканях [55, 82, 90]. MCA активируются изменением натяжения мембраны, вызванным осмотическим стрессом, механическим воздействием, холодом и другими стимулами [82, 90, 116–118]. Проницаемость для Ca^{2+} и локализация в проводящих пучках выделяют данное семейство каналов как наиболее вероятных участников в генерации ЭС среди механочувствительных Ca^{2+} -каналов.

Каналы OSCA1 представляют собой слабоселективные катионные каналы плазмалеммы, локализованные преимущественно в замыкающих клетках устьиц [45, 55]. Их активация происходит при изменении натяжения мембраны, сами они при этом выступают осмосенсорами и регулируют закрытие устьиц, хотя некоторые члены семейства, возможно, активируются молекулярными паттернами, связанными с повреждением (DAMP, damage-associated molecular pattern), опосредованно через другие рецепторы и участвуют в защитном ответе на патогены [55, 85]. Достаточно специфичная локализация и функциональная роль каналов OSCA1 делают их маловероятными участниками ЭС.

Другими механочувствительными каналами, выявленными у растений, являются пьезоканал растений Piezo1 и не родственный ему, но также сходный по электрофизиологическим характеристикам с пьезоканалом мыши канал RMA, кодируемый геном *DEK1* (*DEFECTIVE KERNEL1*) из семейства фитокальпаинов. Оба канала представляют собой быстро активиру-

ющиеся и инактивирующиеся катионные каналы низкой проводимости [45, 55]. RMA расположен преимущественно на плазмалемме эпидермальных клеток и, судя по всему, отвечает за правильное формирование эпидермиса и нижележащих тканей [95]. Piezo1 располагается главным образом в корневом чехлике, в проводящих тканях, в пыльце и пыльцевой трубке, причём в последней локализуется преимущественно на тонопласте. Основные его функции связаны с механочувствительностью корней в твёрдом субстрате и противовирусным иммунитетом [86, 87, 119]. Ограниченное количество сведений о каналах Piezo1 и RMA на данный момент не позволяет сделать однозначного заключения об их возможной роли в генерации ЭС растений.

Можно заключить, что представители ряда семейств Ca^{2+} -каналов потенциально способны участвовать в формировании ЭС в растениях. По таким критериям, как локализация, механизм активации, индуцирующие стимулы и функциональная роль, наиболее вероятными кандидатами являются отдельные члены семейств каналов GLR, CNGC, TPC1, MCA и ANN.

Анионные каналы. Многие анионные каналы растений проводят не только ионы хлора, но и другие анионы, в число которых входят нитраты, сульфаты и некоторые органические анионы. Важным отличием анионных каналов растений также является тот факт, что в норме у растений анионы находятся в большей концентрации внутри клетки, чем снаружи, поэтому их градиент направлен наружу. По электрофизиологическим характеристикам анионные каналы традиционно подразделяют на два типа: быстрые (R-тип) и медленные (S-тип). Первые, R-типа, являются потенциал-зависимыми, характеризуются быстрой активацией/деактивацией (в течение миллисекунд) и преимущественно проводят хлориды, нитраты и сульфаты, тогда как каналы S-типа, потенциал-независимые, со временем активации/деактивации около 10 с, имеют высокую проницаемость для нитратов и более низкую — для остальных анионов [32, 34, 97, 98]. Стоит отметить, что данная классификация появилась при исследовании анионных каналов в замыкающих клетках, впоследствии также были выявлены анионные каналы иных типов, например, выделяемые отдельно алюминий-чувствительные каналы, механочувствительные анионные каналы и анионные каналы эндоплазматической мембраны [32, 34].

Механочувствительно-подобные каналы (MSL, mechanosensitive-like channels) имеют

преимущественно анионную проводимость у высших растений, несмотря на традиционное для многих обзоров причисление MSL к Ca^{2+} -каналам [45, 55]. Представители данного семейства преимущественно локализованы на плазмалемме и мембране ЭПР (таблица). Многие MSL-каналы плазмалеммы имеют высокую ткане- и органоспецифичность и в основном представлены в корне, за исключением MSL8, экспрессирующегося в пыльце, и MSL10, имеющего выраженную экспрессию в проводящих тканях наряду с корнем [45, 90, 94, 96]. Каналы MSL активируются изменением натяжения мембраны, в том числе при осмотическом стрессе, и отличаются относительно высокой проводимостью по сравнению с другими механочувствительными каналами [45, 55, 90, 94]. Большинство членов семейства MSL, вероятно, нельзя отнести к числу участников генерации ЭС ввиду их специфичной роли и преимущественной локализации в корне. Однако один из членов семейства, MSL10, требует более детального рассмотрения в качестве потенциального участника механизма генерации ЭС, так как он отвечает большинству критериев: помимо механочувствительности, селективности в отношении Cl^- и локализации на плазматической мембране клеток проводящих пучков, он также обладает способностью к активации продукции АФК при участии NADPH-оксидазы, работа которой, как отмечалось выше, может вносить вклад в распространение ВП [55, 90, 94, 96, 116, 117].

Члены семейства медленных анионных каналов (SLAC/SLAH, slow anion channel associated) относятся к каналам S-типа, локализованным на плазмалемме. Между членами семейства существуют различия по селективности: SLAH2 и SLAH3 преимущественно проводят нитраты и не проводят значимых хлоридных токов, тогда как остальные каналы семейства проводят как хлориды, так и нитраты [32, 34, 98]. Имеются различия и в локализации: SLAH1 и SLAH2 преимущественно экспрессируются в корне, тогда как SLAC1 и SLAH3 имеют более широкую экспрессию, в том числе в замыкающих клетках. Активация SLAC1 может быть вызвана различными стимулами, ряд из которых вызывает изменение электрической активности, а именно: атакой патогенов, повышением концентрации CO_2 , засухой, темнотой и т.д., вероятно, по Ca^{2+} -зависимому пути. SLAH3, помимо Ca^{2+} -зависимой регуляции, может активироваться деполяризацией и закислением цитозоля [32, 34, 97–99]. Среди членов данного семейства SLAC1

и SLAH3 можно отнести к потенциальным кандидатам на роль участников генерации ЭС ввиду соответствия критериям селективности и регуляции.

В качестве канала R-типа был выявлен представитель семейства активированных алюминием транспортеров малата (ALMT, aluminum activated malate transporter), кодируемый геном *ALMT12*. Другое название *ALMT12* — быстро активирующийся анионный канал (QUAC1, quickly activating anion channel 1) — присвоено вследствие нетипичного для данного семейства отсутствия активации данного канала алюминием [32, 34]. Канал QUAC1 локализован на плазмалемме замыкающих клеток и участвует в закрытии устьиц, активируется деполяризацией, имеет характерные для каналов R-типа времена активации/деактивации и проводит малат и сульфат. Другой член семейства, локализованный на тонопласте *ALMT6*, обладает преимущественно малатной и фумаратной проводимостью, но также проводит хлориды, активируется Ca^{2+} и кислым вакуолярным pH [100, 101]. Другие хорошо исследованные на сегодняшний день представители ALMT в основном локализуются в корнях и, судя по всему, проявляют специфическую алюминий-зависимую активацию [32, 34, 98]. Среди членов семейства ALMT по электрофизиологическим характеристикам QUAC1 может выступать в роли участника механизма генерации ЭС, однако сведения о его локализации, имеющиеся на сегодня, скорее противоречат такой возможности.

Среди других анионных каналов можно отметить представителей семейства переносчиков оттока детоксификации (DTX, detoxification efflux carrier), DTX33 и DTX35, локализованных на тонопласте во многих тканях растения. Эти каналы отвечают за потенциал-зависимый входящий ток хлоридов и других анионов в вакуоль, механизмом их регуляции служит изменение pH [103]. Локализованный на мембране ЭПР белок, кодируемый геном *TMEM16*, потенциально может функционировать как Ca^{2+} -активируемый анионный канал [32, 102]. Также имеются сведения о потенциал-зависимом Cl^- -канале тилакоидов VCCN1 (voltage-dependent Cl^- channel 1), который активируется деполяризацией и светом, но не Ca^{2+} , и участвует в регуляции фотосинтеза [104].

Таким образом, с точки зрения потенциального участия в генерации ЭС среди выявленных на данный момент анионных каналов особое внимание следует обратить на MSL10, QUAC1, SLAC1 и SLAH3.

Калиевые каналы. Сопоставление электрофизиологических характеристик каналов и кодирующих их генов наиболее полно на сегодняшний день выполнено для K^+ -каналов. Основным вариантом классификации K^+ -каналов является деление в зависимости от механизма активации и от типа наблюдаемой проводимости [35, 46, 47]. По механизму активации их делят на потенциал-зависимые и потенциал-независимые каналы. Потенциал-зависимые K^+ -каналы локализуются на плазмалемме, тогда как потенциал-независимые, за некоторым исключением, являются K^+ -каналами эндоплазматической мембраны [46, 47]. Потенциал-зависимые K^+ -каналы подразделяют на каналы внешнего (K_{out}^+) и внутреннего (K_{in}^+) выпрямления, иногда выделяя из последних каналы слабой проводимости (K_{weak}^+) [35, 46, 120].

На настоящий момент определены два семейства генов K^+ -каналов: K^+ -каналы шейкер-типа (Shaker) и двухпоровые K^+ -каналы (TPK, two-pore K^+ channels). Все члены семейства каналов шейкер-типа относятся к потенциал-зависимым каналам и, в свою очередь, делятся на каналы внешнего (GORK, SKOR) и внутреннего выпрямления (AKT, KAT) [46]. Иногда среди генов K_{in}^+ -каналов отдельно выделяют ген *KC1* (*KAT3*), кодирующий регуляторную субъединицу, не способную самостоятельно образовывать канал, но влияющую на характеристики K_{in}^+ -каналов при присоединении к ним [46, 109]. Все остальные гены подгруппы K_{in}^+ -каналов шейкер-типа, *KAT1*, *KAT2*, *AKT1*, *AKT2*, *AKT5* и *SPIK* (*AKT6*), кодируют субъединицы, формирующие каналы, причём эти каналы могут формироваться как гомомерами, так и гетеромерами, имеющими несколько различающиеся электрофизиологические характеристики [47, 108]. Все каналы этой подгруппы активируются гиперполяризацией и формируют входящие токи K^+ , за исключением AKT2, способного выполнять также роль канала утечки [109, 111], и который часто относят к выделяемой подгруппе K_{weak}^+ [46, 47, 120].

K_{out}^+ -Каналы шейкер-типа в растениях выделено всего два, GORK (guard cell K^+ outward rectifying channel) и SKOR (Shaker-type K^+ outward rectifying channel), они активируются деполяризацией. Кроме того, их активация может происходить с участием Ca^{2+} -зависимых протеинкиназ, а также АФК, что говорит о возможной роли этих каналов в формировании ЭС. Однако стоит отметить, что SKOR практически не экспрессируется за пределами корня (таблица), поэтому вероятность его участия в формировании ЭС в побегах довольно

мала, в отличие от широко экспрессирующегося *GORK* [46, 47, 120].

ТРК (КСО) представляют собой потенциал-независимые каналы, локализованные на тонопласте, за исключением ТРК4, находящегося на плазмалемме (преимущественно пыльцы) [46, 47]. Для ТРК1 показана активация Ca^{2+} и закислением цитозоля (рН 6,7 при норме 7,5–7,8), он отвечает за выход вакуолярного K^+ , например, при закрытии устьиц. Также есть сведения о том, что данные каналы могут являться механочувствительными, воспринимая изменения кривизны тонопласта в качестве осмосенсора. Что касается локализованного на плазмалемме ТРК4, то он рН-нечувствителен и блокируется внеклеточным Ca^{2+} [47, 90, 112, 117].

Таким образом, из выявленных на данный момент K^+ -каналов только *GORK* и ТРК1 являются наиболее вероятными участниками формирования ЭС у высших растений.

УЧАСТИЕ ИОННЫХ КАНАЛОВ В ЭЛЕКТРИЧЕСКОЙ СИГНАЛИЗАЦИИ

Прежде чем перейти к обсуждению полученных на данный момент доказательств участия генетически идентифицированных ионных каналов в генерации ЭС, следует кратко остановиться на методических ограничениях в подобных исследованиях. Основным подходом является использование мутантных линий растений с дефицитом или сверхэкспрессией интересующего гена, у которых такие параметры ЭС, как амплитуда, длительность, особенности распространения и др., сопоставляются с параметрами ЭС растений дикого типа (рис. 2). Наличие различий рассматривают как свидетельство участия определённого ионного канала в процессах генерации и распространения ЭС [20, 53, 93, 121]. Помимо непосредственного сравнения параметров ЭС, может применяться одновременная

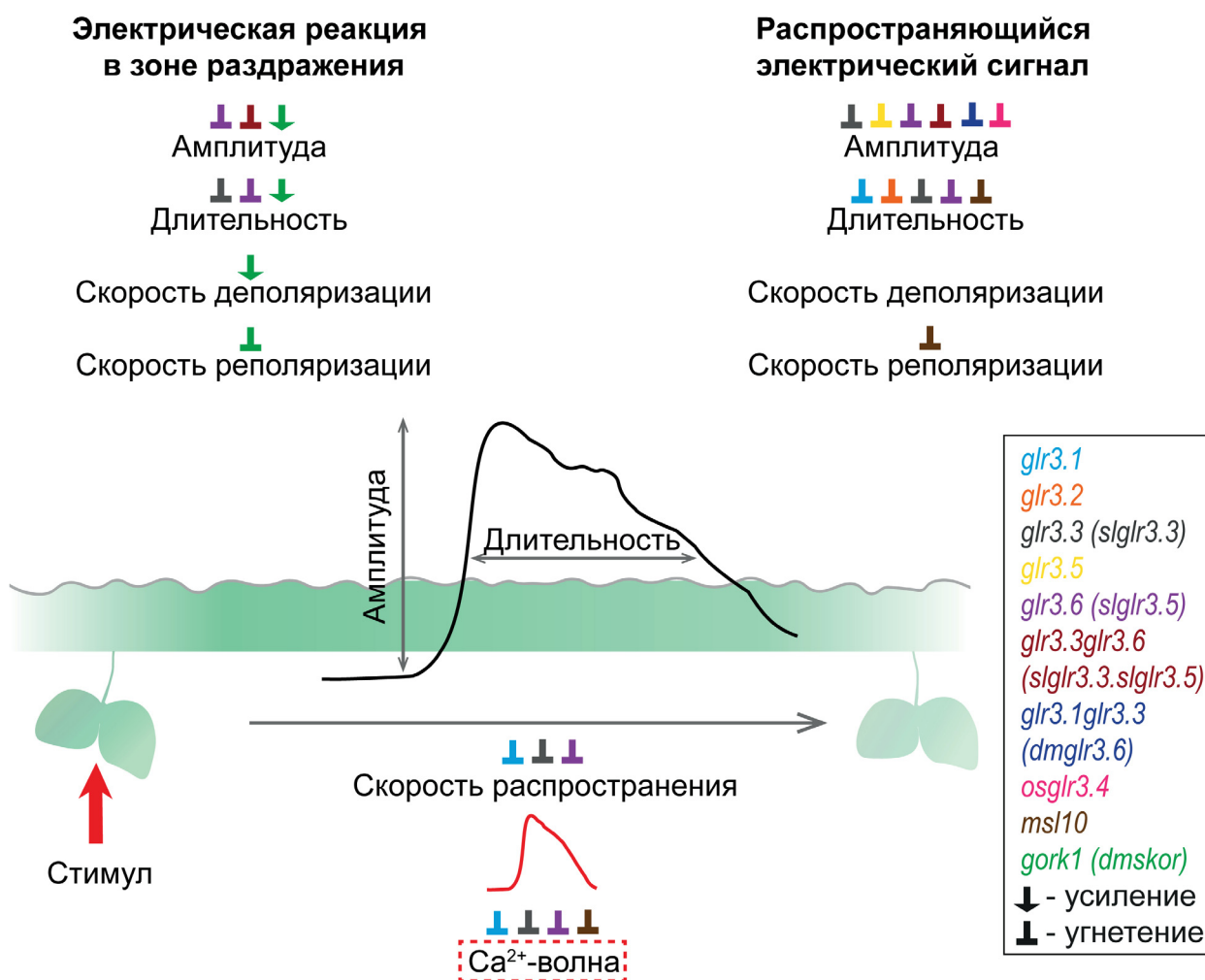


Рис. 2. Схема влияния нокаут-мутаций по генам ионных каналов на параметры электрического сигнала и волну Ca^{2+} в высших растениях. Чёрная линия обозначает мембранный потенциал, красная — волну Ca^{2+} . Цвет стрелки обозначает тип нокаут-мутации (пояснения в тексте)

регистрация изменений ионных концентраций, опосредуемых изучаемыми каналами, и сравнение характера этих изменений как между различными линиями, так и с параметрами ЭС [23, 53, 122]. Кроме того, в качестве доказательства участия конкретных каналов в генерации ЭС может использоваться их искусственная активация или деактивация специфическими для них лигандами, вызывающая типичные изменения мембранного потенциала, однако такой подход ограничен лиганд-активируемыми каналами [23, 123]. Вышеописанные методы имеют также свои недостатки, одним из которых является возможное взаимодействие кодируемых разными генами субъединиц для формирования полноценного гетеромерного канала при возможности сборки гомомерного канала. Характеристики и возможная функциональная роль гомо- и гетеромерных комплексов могут различаться [47, 109, 124]. При этом исследования с двойными и более мутантами также не могут однозначно показать, связано ли изменение параметров ЭС с тем, что не формируются определённые гетеромерные каналы, или же подавлен ряд гомомерных каналов, принимающих участие в генерации ЭС [20, 53, 122].

Интерпретацию результатов затрудняет и наличие компенсаторного механизма в случае участия в генерации ЭС нескольких каналов, когда дисфункция подавляемого гена компенсируется повышенной экспрессией другого, выполняющего ту же или близкую роль [77]. И наконец, для некоторых каналов показано, что они способны выполнять некоторые свои функции, например, регуляцию клеточной смерти, за счёт неканальных субъединиц [125]. Таким образом, хотя использование мутантов не даёт однозначного ответа, на сегодня нет иного подхода для сопоставления электрофизиологических и молекулярно-генетических данных на уровне организма.

Наиболее исследованными участниками генерации ЭС в растениях являются Ca^{2+} -каналы, прежде всего из семейства GLR (рис. 2) [51]. В двойных мутантах арабидопсиса по *GLR3.3* и *GLR3.6* (*glr3.3glr3.6*) наблюдается полное подавление распространения ВП за пределы раздражаемого листа в ответ на механическое повреждение [20, 21, 53, 56, 122], нападение грызущих насекомых [20], сильный свет [122] и повреждение лазером [53]. При этом в раздражаемом листе амплитуда электрической реакции снижается, но не подавляется полностью [20, 21, 56]. При механическом повреждении корней также происходит уменьшение амплитуды и длительности ЭС

в листьях растений *glr3.3glr3.6* по сравнению с диким типом [23]. В случае одиночных мутантов *glr3.3* и *glr3.6* наблюдается лишь снижение амплитуды и длительности распространяющегося ВП [20, 53, 122]. Отметим, что если в составе ВП, индуцированного рассечением листа, имеется быстрая импульсная ПД-образная компонента, а также медленная волна деполяризации, то в мутантах *glr3.6* подавляется только последняя [56]. Что касается *GLR3.3*, то он в сравнении с *GLR3.6*, возможно, вносит больший вклад в формирование ответа на термические воздействия, поскольку двойная мутация *glr3.1glr3.3* также полностью подавляла реакцию на ожог лазером, но не на механическое повреждение [53]. Важно отметить, что при сопоставлении мутантов *glr* с диким типом в случае одновременной регистрации динамики концентрации Ca^{2+} и динамики электрического потенциала, индуцированных локальным воздействием, были выявлены их согласованные изменения: в мутантных растениях с дефицитом GLR были подавлены как Ca^{2+} -волна, так и ВП [23, 53, 122]. Это свидетельствует о непосредственной связи изменений концентрации Ca^{2+} , опосредованных каналами GLR, и генерации ВП.

В ряде работ была проведена искусственная активация каналов GLR путём добавления глутамата, что вызвало как рост концентрации Ca^{2+} в цитозоле [57], так и генерацию ЭС [23]. Причём в мутантных растениях *glr3.3* и *glr3.6* добавление глутамата практически не вызывало ни роста концентрации Ca^{2+} , ни ЭС [23, 57]. В свете этого, с учётом данных о пространственно-временной динамике Ca^{2+} , стоит отметить потенциальную возможность участия *GLR3.3* и *GLR3.6* в дистанционном сигнале в ответ на прикосновение [126] и нападение тлей [121], а для *GLR3.3* — и на солевой стресс [127].

О роли GLR в формировании ЭС свидетельствуют также данные, полученные на растениях томата (*Solanum lycopersicum* L.): у двойных мутантов по *SIGLR3.3* и *SIGLR3.5* (гомологи *GLR3.3* и *GLR3.6* арабидопсиса) происходило полное подавление распространения ВП в соседние листочки при механическом повреждении, тогда как в самом раздражаемом листе имело место лишь снижение амплитуды [128].

Преимущественная экспрессия *GLR3.3* и *GLR3.6* в проводящих пучках является дополнительным свидетельством участия соответствующих каналов в системном распространении ЭС. Так, в листьях арабидопсиса показана их выраженная экспрессия как в первичных,

так и во вторичных и в третичных пучках. Стоит отметить, что в первичных проводящих пучках *GLR3.3* экспрессируется прежде всего во флоэме, тогда как *GLR3.6* – в ксилеме [53, 57].

Для других потенциальных кандидатов из данного семейства показано, что у мутантов по *GLR3.1* и *GLR3.2* происходит снижение амплитуды и длительности ЭС в ответ на механическое повреждение и повреждение лазером [20, 53], однако даже в двойных мутантах, за исключением ранее упомянутого *glr3.1glr3.3*, реакция не подавлялась полностью ни системно, ни локально [53]. Для *GLR3.1* при этом предполагается участие в распространении ЭС за пределами проводящих пучков вследствие нарушения ассоциированного с ЭС радиального распространения Ca^{2+} -сигнала [53]. Каналы, кодируемые *GLR3.5*, могут отвечать за формирование ПД-образной фазы ЭС в ответ на механическое повреждение, однако, возможно, картина несколько сложнее. Так, в мутантных растениях ПД-образная фаза отсутствовала в нераздражённых листьях, имеющих прямые сосудистые связи с раздражаемым листом (в отличие от дикого типа), но присутствовала в нераздражённых листьях, имеющих не прямые сосудистые связи с раздражаемым листом (в которых у растений дикого типа ПД-образная фаза отсутствовала) [56]. Это служит ещё одним свидетельством сложности и многогранности процессов генерации и распространения ЭС в растениях, особенности которых ещё предстоит выяснить.

Канал *DmGLR3.6* венериной мухоловки, гомолог *GLR3.1/3.3* арабидопсиса, потенциально может участвовать в распространении ПД, индуцированного прикосновением, из сенсорного волоска в лист ловушки, о чём свидетельствует специфичная картина экспрессии данного гена и возможность индукции ПД глутаматом в листе-ловушке [129, 130]. Для однодольных на примере риса (*Oryza sativa* L.) среди *GLR* можно выделить ген *OsGLR3.4*, кодирующий Ca^{2+} -канал, сходный по функциональной роли с *GLR3.3* и *GLR3.6* арабидопсиса: в дефицитных по этому каналу мутантах риса частично подавляется системное распространение ВП при механическом повреждении, локальная электрическая реакция при этом не подавляется [123]. Также стоит отметить, что канал *OsGLR3.4* может активироваться сразу несколькими аминокислотами [123], в отличие от глутамат-специфичных *GLR3.3* и *GLR3.6* арабидопсиса [23], что может быть обусловлено тем, что *OsGLR3.4* находится относительно далеко от *GLR3.3* и *GLR3.6* с филогенетической точки зрения [131].

Другим типом каналов, для которых участие в формировании ЭС было определено с помощью молекулярно-генетического подхода, являются анионные каналы, относящиеся к семейству механочувствительных каналов *MSL* (рис. 2). В мутантах *msl10* наблюдается уменьшение длительности системно распространяющегося ВП, индуцированного механическим повреждением, за счёт исчезновения выделенной авторами в составе ВП фазы «медленной деполяризации». ВП в растениях *msl10* проявлял сходство по своим характеристикам с ВП в одиночных мутантах *glr3.3* и *glr3.6*. При этом для других мутантов семейства *MSL*, а именно *msl4*, *msl5*, *msl6* и *msl9*, никаких изменений в параметрах ВП не было выявлено [93]. Как отмечено выше, экспрессия *MSL10* наблюдается в проводящих пучках, включая как флоэму, так и ксилему. Канал *MSL10* показывает анионную, однако не кальциевую проводимость [93, 132]. Тем не менее работа *MSL10*, судя по всему, активирует приток Ca^{2+} в клетку при механическом повреждении через *GLR3.3* и *GLR3.6*. При этом было продемонстрировано, что начальная стадия деполяризации опережает по времени начало изменений концентрации Ca^{2+} [93], что подвергает сомнению общепринятый механизм генерации ВП.

И наконец, был выявлен канал, обеспечивающий поток K^{+} в ходе фазы реполяризации ПД – *GORK1*. В мутантах *gork1* амплитуда и скорость деполяризации индуцированного электрическим током ПД была выше по сравнению с диким типом, тогда как реполяризация была значительно медленнее (рис. 2). Последующее математическое моделирование подтвердило участие этого канала в генерации ПД. Кроме того, было показано, что *GORK1* активируется ещё на фазе деполяризации, в норме уменьшая её скорость и амплитуду [105]. Также в этой работе было обнаружено, что другой K^{+} -канал, *AKT2*, может влиять на генерацию ПД, однако не напрямую, а через регуляцию возбудимости плазмалеммы [105].

В недавних исследованиях на венериной мухоловке было выявлено участие двух K^{+} -каналов: *DmSKOR*, относящегося к той же группе, что и ранее рассмотренный *GORK1*, и *KDM1* – гомолога *KAT1* арабидопсиса [37, 129]. Подавление экспрессии *DmSKOR* коронатинном, угнетающим в венериной мухоловке экспрессию генов, связанных с возбудимостью, приводило к увеличению времени реполяризации при генерации механически индуцированного ПД в листе-ловушке, что мо-

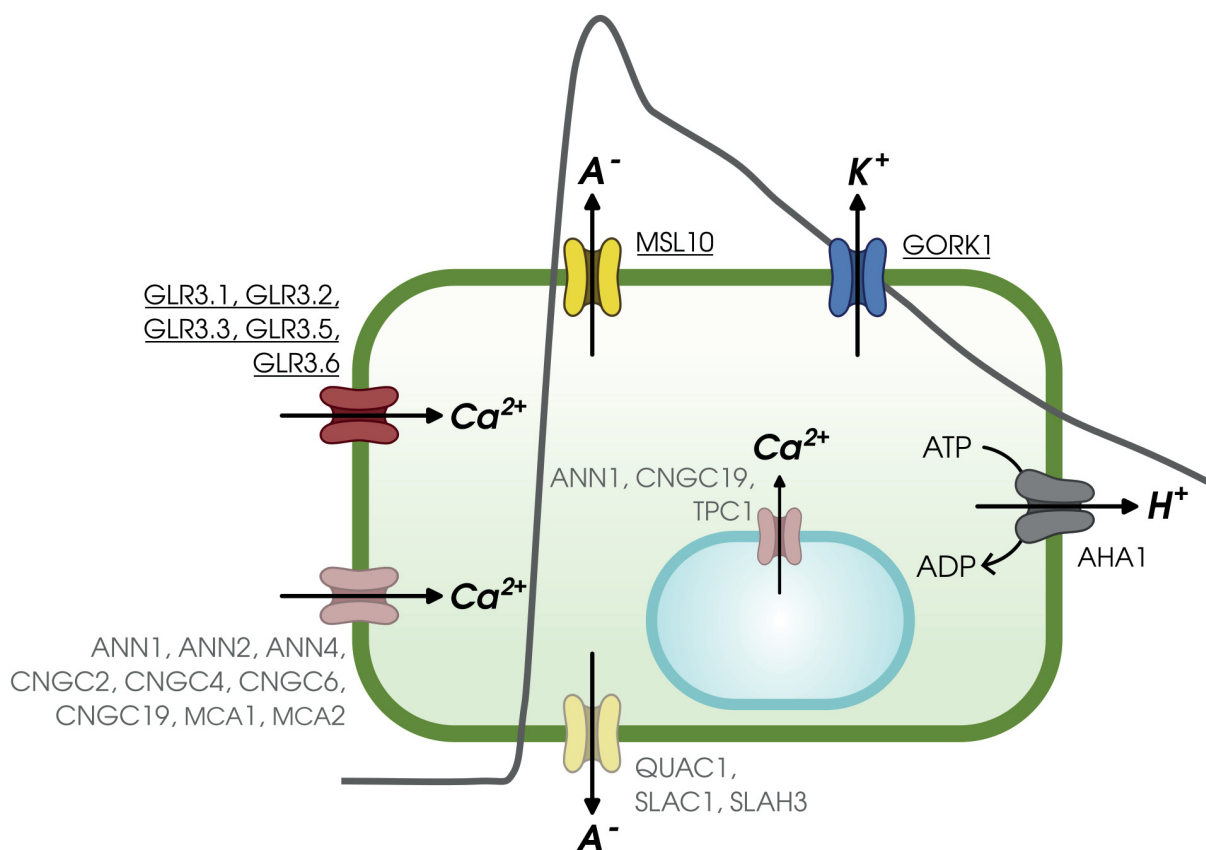


Рис. 3. Ионные каналы, принимающие участие в генерации и распространении ЭС в клетке высших растений. Расположение ионных каналов соответствует определённой фазе процесса генерации ЭС, в формирование которой они вносят вклад, за исключением Ca^{2+} -каналов, которые могут активироваться на разных стадиях процесса формирования ЭС. Ионные каналы, для которых экспериментально подтверждено участие в генерации ЭС, обозначены подчёркнутым шрифтом. Ионные каналы, для которых потенциально возможно участие в генерации ЭС, обозначены обычным шрифтом. A^- — анионы. На схеме также обозначена H^+ -АТФаза АНА1, которая вносит вклад в генерацию ЭС [2, 7]

жет говорить об участии DmSKOR в формировании фазы реполяризации ПД [129, 130]. KDM1 представляет собой активируемый гиперполяризацией и кислым pH апопласта канал, локализованный исключительно в механически чувствительных волосках и отвечающий за вход K^+ в клетку. Математическое моделирование и сопоставление с экспериментальными данными показало, что роль данного канала состоит в восстановлении концентрации K^+ в ходе генерации серий ПД, приводящих к захлопыванию ловушки венериной мухоловки и инициирующих выработку пищеварительных ферментов [37].

На потенциальный вклад определённых каналов в генерацию ЭС могут указывать воздействия мутаций не только на параметры собственно ЭС, но также и на параметры Ca^{2+} -сигнала вследствие высокого сходства в динамике концентрации Ca^{2+} и изменений электрического потенциала при возбуждении [53, 129]. Так, у мутантов по вакуолярному кана-

лу TPC1 наблюдалось снижение амплитуды и скорости волны Ca^{2+} в ответ на засоление [81, 133] и механическое повреждение [134]. В случае атаки тлей сверхэкспрессия TPC1 приводит к развитию системного повышения концентрации Ca^{2+} , которое не наблюдается в диком типе [121]. Тем не менее для засоления и механического повреждения авторы предположили лишь вспомогательную роль TPC1, заключающуюся в усилении сдвига концентрации Ca^{2+} , инициируемого другими каналами [133, 134]. Продемонстрированная роль TPC1 в формировании Ca^{2+} -волны при различных стимулах, предположения о роли тонопласта в генерации ЭС [44], а также данные ингибиторного анализа [15, 42] в совокупности указывают на непосредственное участие TPC1 в генерации ЭС. Вклад в формирование Ca^{2+} -сигнала был показан и для канала из другого семейства, CNGC19, локализованного на плазмалемме клеток флоэмы: было выявлено его участие в повышении концентрации

Ca^{2+} в ответ на нападение грызущих насекомых, причём активация *CNGC19* может быть опосредована как *Pep1* (Protein elicitor peptide 1) — одним из *DAMP*, выделяющимся при повреждении клеток — так и непосредственно *sAMP*, содержание которого также повышается при повреждении [71].

Помимо результатов исследований распространяющегося Ca^{2+} -сигнала, можно привлечь данные по изменениям концентрации Ca^{2+} в зоне действия стимула, в частности, на примере таких хорошо изученных стимулов, как охлаждение и нагрев. Работы на мутантах по *MCA1* и *MCA2* [118], *ANN1* и *ANN4* [73], *OsCNGC14* и *OsCNGC16* (гомологи *CNGC2* и *CNGC4* арабидопсиса) [135] показали снижение амплитуды роста концентрации Ca^{2+} в цитозоле, индуцированного холодом, по сравнению с диким типом. При этом амплитуда снижается и под действием ингибиторов, подавляющих ПД, что вместе с характерной формой Ca^{2+} -сигнала позволяет предположить участие этих каналов в генерации электрической реакции в зоне охлаждения [73, 118, 135]. Отметим, что ни в одном из мутантов, в том числе двойных [118], рост концентрации Ca^{2+} не был подавлен полностью. К тому же при условном суммировании доли его снижения от разных мутаций получается значительно более 100%, что явно свидетельствует либо о компенсаторной экспрессии иных генов, либо о разных участниках изменения уровня Ca^{2+} в разных видах растений [73, 118, 135]. Для другого хорошо изученного стимула — нагрева — показано подавление волны Ca^{2+} в цитозоле у мутантов по генам *CNGC2*, *CNGC6*, *OsCNGC14*, *OsCNGC16*, *ANN1* и *ANN2* в ответ на стимул, причём в диком типе индуцированный нагревом рост уровня Ca^{2+} по форме и длительности напоминает ВП [62, 72, 135, 136]. Изложенное указывает, что перечисленные каналы могут вносить вклад в генерацию электрической реакции в зоне раздражения при действии соответствующего стимула.

В целом, на данный момент можно достаточно уверенно говорить, что в генерации распространяющихся ЭС у высших растений участвуют такие Ca^{2+} -каналы, как *GLR3.1*, *GLR3.2*, *GLR3.3*, *GLR3.5* и *GLR3.6*, анионный канал *MSL10* и K^+ -канал *GORK1* (рис. 3). Потенциальными участниками генерации ЭС также являются Ca^{2+} -каналы *ANN1*, *ANN2*, *ANN4*, *CNGC2*, *CNGC4*, *CNGC6*, *CNGC19*, а также вакуолярный *TPC1* и механочувствительные *MCA1* и *MCA2*. Экспериментальные доказательства участия анионных каналов

QUAC1, *SLAC1* и *SLAH3* отсутствуют, однако их свойства свидетельствует о потенциальном вкладе в генерацию ЭС.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В завершение анализа молекулярных механизмов электрической сигнализации у высших растений констатируем необходимость большого объёма дальнейших исследований. Наибольший результат может принести сосредоточение усилий на решении следующих вопросов: идентификация молекулярной природы потенциал-зависимых Ca^{2+} -каналов плазмалеммы, ответственных за инициацию ПД, возникновение которого у растений имеет место при достижении пороговой деполяризации [8], и поиск генов, кодирующих ионные каналы, в растениях различных видов, включая традиционные для электрофизиологических исследований локомоторные и насекомоядные растения. Наряду с этим необходимо изучение многообразия электрической сигнализации у растений как в отношении различных типов ЭС, так и в отношении особенностей ЭС у растений различных видов. Наилучший результат может дать объединение в рамках единого исследования электрофизиологических и генетических подходов в сочетании с методами анализа ионных концентраций в интактных растениях, в частности, на основе генетически кодируемых флуоресцентных сенсоров.

Идентификация и характеристика участвующих в генерации ЭС ионных каналов внесёт значительный вклад не только в расшифровку механизмов возбуждения у растений, но также и в формирование целостной картины функциональной роли ЭС, поскольку индукция распространяющимся ЭС функционального ответа базируется на изменениях концентрации ионов в клетках и тканях, вызванных распространением ЭС [5, 6]. Впоследствии это будет способствовать решению таких важных вопросов, как возможность передачи информации при участии ЭС у растений [3] и взаимодействие электрической сигнальной системы с другими типами сигнальных систем, таких как гормональная, кальциевая и АФК [1, 2, 4, 7].

Вклад авторов. В.А. Воденеев — концепция и руководство работой; М.А. Мудрилов, М.М. Ладейнова, Д.В. Кузнецова и В.А. Воденеев — поиск материала; М.А. Мудрилов и М.М. Ладейнова — написание текста;

М.М. Ладейнова и Д.В. Кузнецова — оформление рисунков; М.А. Мудрилов, М.М. Ладейнова и В.А. Воденеев — редактирование текста.

Финансирование. Работа выполнена за счёт гранта Российского научного фонда (проект № 22-14-00388).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Соблюдение этических норм. Настоящая статья не содержит описания выполненных авторами исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Huber, A. E., and Bauerle, T. L. (2016) Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge, *J. Exp. Bot.*, **67**, 2063-2079, doi: 10.1093/jxb/erw099.
- Johns, S., Hagihara, T., Toyota, M., and Gilroy, S. (2021) The fast and the furious: rapid long-range signaling in plants, *Plant Physiol.*, **185**, 694-706, doi: 10.1093/plphys/kiaa098.
- Mudrilov, M., Ladeynova, M., Grinberg, M., Balalaeva, I., and Vodeneev, V. (2021) Electrical signaling of plants under abiotic stressors: transmission of stimulus-specific information, *Int. J. Mol. Sci.*, **22**, 10715, doi: 10.3390/ijms221910715.
- Ladeynova, M., Kuznetsova, D., Mudrilov, M., and Vodeneev, V. (2023) Integration of electrical signals and phytohormones in the control of systemic response, *Int. J. Mol. Sci.*, **24**, 847, doi: 10.3390/ijms24010847.
- Sukhov, V., Sukhova, E., and Vodeneev, V. (2019) Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants, *Prog. Biophys. Mol. Biol.*, **146**, 63-84, doi: 10.1016/j.pbiomolbio.2018.11.009.
- Klejchova, M., Silva-Alvim, F. A. L., Blatt, M. R., and Alvim, J. C. (2021) Membrane voltage as a dynamic platform for spatiotemporal signaling, physiological, and developmental regulation, *Plant Physiol.*, **185**, 1523-1541, doi: 10.1093/plphys/kiab032.
- Farmer, E. E., Gao, Y., Lenzoni, G., Wolfender, J., and Wu, Q. (2020) Wound- and mechanostimulated electrical signals control hormone responses, *New Phytol.*, **227**, 1037-1050, doi: 10.1111/nph.16646.
- Опритов В. А., Пятинин С. С., Ретивин В. Г. (1991) *Биоэлектрогенез у высших растений*, Наука, Москва.
- Bulychev, A. A., and Komarova, A. V. (2014) Long-distance signal transmission and regulation of photosynthesis in characean cells, *Biochemistry (Moscow)*, **79**, 273-281, doi: 10.1134/S0006297914030134.
- Kisnieriene, V., Trębacz, K., Pupkis, V., Koselski, M., and Lapeikaite, I. (2022) Evolution of long-distance signalling upon plant terrestrialization: comparison of action potentials in Characean algae and liverworts, *Ann. Bot.*, **130**, 457-475, doi: 10.1093/aob/mcac098.
- Lunevsky, V. Z., Zherelova, O. M., Vostrikov, I. Y., and Berestovsky, G. N. (1983) Excitation of *Characeae* cell membranes as a result of activation of calcium and chloride channels, *J. Membr. Biol.*, **72**, 43-58, doi: 10.1007/BF01870313.
- Воденеев В. А., Катичева Л. А., and Сухов В. С. (2016) Электрические сигналы у высших растений: механизмы генерации и распространения, *Биофизика*, **61**, 598-606.
- Fromm, J., and Lautner, S. (2007) Electrical signals and their physiological significance in plants: electrical signals in plants, *Plant Cell Environ.*, **30**, 249-257, doi: 10.1111/j.1365-3040.2006.01614.x.
- Hodick, D., and Sievers, A. (1988) The action potential of *Dionaea muscipula* Ellis, *Planta*, **174**, 8-18, doi: 10.1007/BF00394867.
- Krol, E., Dziubinska, H., Stolarz, M., and Trębacz, K. (2006) Effects of ion channel inhibitors on cold- and electrically-induced action potentials in *Dionaea muscipula*, *Biol. Plant.*, **50**, 411-416, doi: 10.1007/s10535-006-0058-5.
- Stahlberg, R., Cleland, R. E., and Van Volkenburgh, E. (2006) Slow wave potentials — a propagating electrical signal unique to higher plants, in *Communication in Plants* (Baluška, F., Mancuso, S., and Volkmann, D., eds), Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 291-308, doi: 10.1007/978-3-540-28516-8_20.
- Li, Q., Wang, C., and Mou, Z. (2020) Perception of damaged self in plants, *Plant Physiol.*, **182**, 1545-1565, doi: 10.1104/pp.19.01242.
- Vodeneev, V., Mudrilov, M., Akinchits, E., Balalaeva, I., and Sukhov, V. (2018) Parameters of electrical signals and photosynthetic responses induced by them in pea seedlings depend on the nature of stimulus, *Funct. Plant Biol.*, **45**, 160, doi: 10.1071/FP16342.
- Mudrilov, M., Ladeynova, M., Berezina, E., Grinberg, M., Brilkina, A., Sukhov, V., and Vodeneev, V. (2021) Mechanisms of specific systemic response in wheat plants under different locally acting heat stimuli, *J. Plant Physiol.*, **258-259**, 153377, doi: 10.1016/j.jplph.2021.153377.
- Mousavi, S. A. R., Chauvin, A., Pascaud, F., Kellenberger, S., and Farmer, E. E. (2013) Glutamate receptor-like genes mediate leaf-to-leaf wound

- signalling, *Nature*, **500**, 422-426, doi: 10.1038/nature12478.
21. Salvador-Recatalà, V., Tjallingii, W. F., and Farmer, E. E. (2014) Real-time, *in vivo* intracellular recordings of caterpillar-induced depolarization waves in sieve elements using aphid electrodes, *New Phytol.*, **203**, 674-684, doi: 10.1111/nph.12807.
 22. Julien, J. L., Desbiez, M. O., De Jaegher, G., and Frachisse, J. M. (1991) Characteristics of the wave of depolarization induced by wounding in *Bidens Pilosa* L., *J. Exp. Bot.*, **42**, 131-137, doi: 10.1093/jxb/42.1.131.
 23. Shao, Q., Gao, Q., Lhamo, D., Zhang, H., and Luan, S. (2020) Two glutamate- and pH-regulated Ca^{2+} channels are required for systemic wound signaling in *Arabidopsis*, *Sci. Signal.*, **13**, eaba1453, doi: 10.1126/scisignal.aba1453.
 24. Zimmermann, M. R., and Felle, H. H. (2009) Dissection of heat-induced systemic signals: superiority of ion fluxes to voltage changes in substomatal cavities, *Planta*, **229**, 539-547, doi: 10.1007/s00425-008-0850-x.
 25. Katicheva, L., Sukhov, V., Akinchits, E., and Vodeneev, V. (2014) Ionic nature of burn-induced variation potential in wheat leaves, *Plant Cell Physiol.*, **55**, 1511-1519, doi: 10.1093/pcp/pcu082.
 26. Vodeneev, V., Akinchits, E., and Sukhov, V. (2015) Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation, *Plant Signal. Behav.*, **10**, e1057365, doi: 10.1080/15592324.2015.1057365.
 27. Stahlberg, R., and Cosgrove, D. J. (1997) The propagation of slow wave potentials in pea epicotyls, *Plant Physiol.*, **113**, 209-217, doi: 10.1104/pp.113.1.209.
 28. Miller, G., Schlauch, K., Tam, R., Cortes, D., Torres, M. A., Shulaev, V., Dangl, J. L., and Mittler, R. (2009) The plant NADPH oxidase RBOHD mediates rapid systemic signaling in response to diverse stimuli, *Sci. Signal.*, **2**, ra45, doi: 10.1126/scisignal.2000448.
 29. Devireddy, A. R., Zandalinas, S. I., Gómez-Cadenas, A., Blumwald, E., and Mittler, R. (2018) Coordinating the overall stomatal response of plants: rapid leaf-to-leaf communication during light stress, *Sci. Signal.*, **11**, eaam9514, doi: 10.1126/scisignal.aam9514.
 30. Volkov, R. A., Panchuk, I. I., Mullineaux, P. M., and Schöffl, F. (2006) Heat stress-induced H_2O_2 is required for effective expression of heat shock genes in *Arabidopsis*, *Plant Mol. Biol.*, **61**, 733-746, doi: 10.1007/s11103-006-0045-4.
 31. Kawarazaki, T., Kimura, S., Iizuka, A., Hanamata, S., Nibori, H., Michikawa, M., Imai, A., Abe, M., Kaya, H., and Kuchitsu, K. (2013) A low temperature-inducible protein AtSRC2 enhances the ROS-producing activity of NADPH oxidase AtRbohF, *Biochim. Biophys. Acta*, **1833**, 2775-2780, doi: 10.1016/j.bbamcr.2013.06.024.
 32. Hedrich, R. (2012) Ion channels in plants, *Physiol. Rev.*, **92**, 1777-1811, doi: 10.1152/physrev.00038.2011.
 33. Costa, A., Navazio, L., and Szabo, I. (2018) The contribution of organelles to plant intracellular calcium signalling, *J. Exp. Bot.*, **69**, 4175-4193, doi: 10.1093/jxb/ery185.
 34. Kollist, H., Jossier, M., Laanemets, K., and Thomine, S. (2011) Anion channels in plant cells: plant anion channels, *FEBS J.*, **278**, 4277-4292, doi: 10.1111/j.1742-4658.2011.08370.x.
 35. Véry, A.-A., and Sentenac, H. (2002) Cation channels in the *Arabidopsis* plasma membrane, *Trends Plant Sci.*, **7**, 168-175, doi: 10.1016/S1360-1385(02)02262-8.
 36. Fromm, J., and Spanswick, R. (1993) Characteristics of action potentials in willow (*Salix viminalis* L.), *J. Exp. Bot.*, **44**, 1119-1125, doi: 10.1093/jxb/44.7.1119.
 37. Iosip, A. L., Böhm, J., Scherzer, S., Al-Rasheid, K. A. S., Dreyer, I., Schultz, J., Becker, D., Kreuzer, I., and Hedrich, R. (2020) The Venus flytrap trigger hair-specific potassium channel KDM1 can reestablish the K^+ gradient required for hapto-electric signaling, *PLoS Biol.*, **18**, e3000964, doi: 10.1371/journal.pbio.3000964.
 38. Vodeneev, V. A., Akinchits, E. K., Orlova, L. A., and Sukhov, V. S. (2011) The role of Ca^{2+} , H^+ , and Cl^- ions in generation of variation potential in pumpkin plants, *Russ. J. Plant Physiol.*, **58**, 974-981, doi: 10.1134/S1021443711050256.
 39. Shabala, S., Cuin, T. A., Shabala, L., and Newman, I. (2012) Quantifying kinetics of net ion fluxes from plant tissues by non-invasive microelectrode measuring MIFE technique, in *Plant Salt Tolerance* (Shabala, S., and Cuin, T. A., eds), Humana Press, Totowa, NJ, pp. 119-134, doi: 10.1007/978-1-61779-986-0_7.
 40. Hilleary, R., Choi, W.-G., Kim, S.-H., Lim, S. D., and Gilroy, S. (2018) Sense and sensibility: the use of fluorescent protein-based genetically encoded biosensors in plants, *Curr. Opin. Plant Biol.*, **46**, 32-38, doi: 10.1016/j.pbi.2018.07.004.
 41. Lewis, B. D., Karlin-Neumann, C., and Spalding, E. P. (1997) Ca^{2+} -activated anion channels and membrane depolarizations induced by blue light and cold in *Arabidopsis* seedlings, *Plant Physiol.*, **114**, 1327-1334, doi: 10.1104/pp.114.4.1327.
 42. Krol, E., Dziubinska, H., and Trebac, K. (2004) Low-temperature-induced transmembrane potential changes in mesophyll cells of *Arabidopsis thaliana*, *Helianthus annuus* and *Vicia faba*, *Physiol. Plant*, **120**, 265-270, doi: 10.1111/j.0031-9317.2004.0244.x.
 43. Vodeneev, V. A., Opritov, V. A., and Pyatygin, S. S. (2006) Reversible changes of extracellular pH during action potential generation in a higher plant *Cucurbita pepo*, *Russ. J. Plant Physiol.*, **53**, 481-487, doi: 10.1134/S102144370604008X.

44. Dindas, J., Dreyer, I., Huang, S., Hedrich, R., and Roelfsema, M. R. G. (2021) A voltage-dependent Ca^{2+} homeostat operates in the plant vacuolar membrane, *New Phytol.*, **230**, 1449-1460, doi: 10.1111/nph.17272.
45. Demidchik, V., Shabala, S., Isayenkov, S., Cuin, T. A., and Pottosin, I. (2018) Calcium transport across plant membranes: mechanisms and functions, *New Phytol.*, **220**, 49-69, doi: 10.1111/nph.15266.
46. Dreyer, I., and Uozumi, N. (2011) Potassium channels in plant cells: potassium channels in plants, *FEBS J.*, **278**, 4293-4303, doi: 10.1111/j.1742-4658.2011.08371.x.
47. Sharma, T., Dreyer, I., and Riedelsberger, J. (2013) The role of K^+ channels in uptake and redistribution of potassium in the model plant *Arabidopsis thaliana*, *Front. Plant Sci.*, **4**, 224, doi: 10.3389/fpls.2013.00224.
48. Naz, R., Khan, A., Alghamdi, B. S., Ashraf, G. M., Alghanmi, M., Ahmad, A., Bashir, S. S., and Haq, Q. M. R. (2022) An insight into animal glutamate receptors homolog of *Arabidopsis thaliana* and their potential applications – a review, *Plants*, **11**, 2580, doi: 10.3390/plants11192580.
49. Zheng, Y., Luo, L., Wei, J., Chen, Q., Yang, Y., Hu, X., and Kong, X. (2018) The glutamate receptors AtGLR1.2 and AtGLR1.3 increase cold tolerance by regulating jasmonate signaling in *Arabidopsis thaliana*, *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, **506**, 895-900, doi: 10.1016/j.bbrc.2018.10.153.
50. Michard, E., Lima, P. T., Borges, F., Silva, A. C., Portes, M. T., Carvalho, J. E., Gilliam, M., Liu, L.-H., Obermeyer, G., and Feijó, J. A. (2011) Glutamate receptor-like genes form Ca^{2+} channels in pollen tubes and are regulated by pistil D-serine, *Science*, **332**, 434-437, doi: 10.1126/science.1201101.
51. Yu, B., Liu, N., Tang, S., Qin, T., and Huang, J. (2022) Roles of glutamate receptor-like channels (GLRs) in plant growth and response to environmental stimuli, *Plants*, **11**, 3450, doi: 10.3390/plants11243450.
52. Tapken, D., Anschütz, U., Liu, L.-H., Huelsken, T., Seeböhm, G., Becker, D., and Hollmann, M. (2013) A plant homolog of animal glutamate receptors is an ion channel gated by multiple hydrophobic amino acids, *Sci. Signal.*, **6**, ra47, doi: 10.1126/scisignal.2003762.
53. Nguyen, C. T., Kurenda, A., Stolz, S., Chételat, A., and Farmer, E. E. (2018) Identification of cell populations necessary for leaf-to-leaf electrical signaling in a wounded plant, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **115**, 10178-10183, doi: 10.1073/pnas.1807049115.
54. Meyerhoff, O., Müller, K., Roelfsema, M. R. G., Latz, A., Lacombe, B., Hedrich, R., Dietrich, P., and Becker, D. (2005) AtGLR3.4, a glutamate receptor channel-like gene is sensitive to touch and cold, *Planta*, **222**, 418-427, doi: 10.1007/s00425-005-1551-3.
55. Ghosh, S., Bheri, M., and Pandey, G. K. (2021) Delineating calcium signaling machinery in plants: tapping the potential through functional genomics, *Curr. Genomics*, **22**, 404-439, doi: 10.2174/1389202922666211130143328.
56. Salvador-Recatalà, V. (2016) New roles for the *GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE* 3.3, 3.5, and 3.6 genes as on/off switches of wound-induced systemic electrical signals, *Plant Signal. Behav.*, **11**, e1161879, doi: 10.1080/15592324.2016.1161879.
57. Toyota, M., Spencer, D., Sawai-Toyota, S., Jiaqi, W., Zhang, T., Koo, A. J., Howe, G. A., and Gilroy, S. (2018) Glutamate triggers long-distance, calcium-based plant defense signaling, *Science*, **361**, 1112-1115, doi: 10.1126/science.aat7744.
58. Jha, S. K., Sharma, M., and K. Pandey, G. (2016) Role of cyclic nucleotide gated channels in stress management in plants, *Curr. Genomics*, **17**, 315-329, doi: 10.2174/1389202917666160331202125.
59. Wang, L., Ning, Y., Sun, J., Wilkins, K. A., Matthus, E., McNelly, R. E., Dark, A., Rubio, L., Moeder, W., Yoshioka, K., Véry, A., Stacey, G., Leblanc-Fournier, N., Legué, V., Mouliat, B., and Davies, J. M. (2022) *Arabidopsis thaliana* CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED CHANNEL2 mediates extracellular ATP signal transduction in root epidermis, *New Phytol.*, **234**, 412-421, doi: 10.1111/nph.17987.
60. Gobert, A., Park, G., Amtmann, A., Sanders, D., and Maathuis, F. J. M. (2006) *Arabidopsis thaliana* cyclic nucleotide gated channel 3 forms a non-selective ion transporter involved in germination and cation transport, *J. Exp. Bot.*, **57**, 791-800, doi: 10.1093/jxb/erj064.
61. Wang, Y.-F., Munemasa, S., Nishimura, N., Ren, H.-M., Robert, N., Han, M., Puzōrjova, I., Kollist, H., Lee, S., Mori, I., and Schroeder, J. I. (2013) Identification of cyclic GMP-activated nonselective Ca^{2+} -permeable cation channels and associated *CNGC5* and *CNGC6* genes in *Arabidopsis* guard cells, *Plant Physiology*, **163**, 578-590, doi: 10.1104/pp.113.225045.
62. Gao, F., Han, X., Wu, J., Zheng, S., Shang, Z., Sun, D., Zhou, R., and Li, B. (2012) A heat-activated calcium-permeable channel – *Arabidopsis* cyclic nucleotide-gated ion channel 6 – is involved in heat shock responses: *CNGC6* is a heat-activated calcium channel, *Plant J.*, **70**, 1056-1069, doi: 10.1111/j.1365-3113.2012.04969.x.
63. Tunc-Ozdemir, M., Rato, C., Brown, E., Rogers, S., Mooneyham, A., Frietsch, S., Myers, C. T., Poulsen, L. R., Malhó, R., and Harper, J. F. (2013) Cyclic nucleotide gated channels 7 and 8 are essential for male reproductive fertility, *PLoS One*, **8**, e55277, doi: 10.1371/journal.pone.0055277.
64. Christopher, D. A., Borsics, T., Yuen, C. Y., Ullmer, W., Andème-Ondzighi, C., Andres, M. A., Kang, B.-H., and Staehelin, L. A. (2007) The cyclic nucleotide gated cation channel AtCNGC10 traffics

- from the ER via Golgi vesicles to the plasma membrane of *Arabidopsis* root and leaf cells, *BMC Plant Biol.*, **7**, 48, doi: 10.1186/1471-2229-7-48.
65. Yoshioka, K., Moeder, W., Kang, H.-G., Kachroo, P., Masmoudi, K., Berkowitz, G., and Klessig, D. F. (2006) The chimeric *Arabidopsis* CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED ION CHANNEL11/12 activates multiple pathogen resistance responses, *Plant Cell*, **18**, 747-763, doi: 10.1105/tpc.105.038786.
 66. Shih, H.-W., DePew, C. L., Miller, N. D., and Monshausen, G. B. (2015) The cyclic nucleotide-gated channel CNGC14 regulates root gravitropism in *Arabidopsis thaliana*, *Curr. Biol.*, **25**, 3119-3125, doi: 10.1016/j.cub.2015.10.025.
 67. DeFalco, T. A., Moeder, W., and Yoshioka, K. (2016) Opening the gates: insights into cyclic nucleotide-gated channel-mediated signaling, *Trends Plant Sci.*, **21**, 903-906, doi: 10.1016/j.tplants.2016.08.011.
 68. Tipper, E., Leitão, N., Dangeville, P., Lawson, D. M., and Charpentier, M. (2023) A novel mutant allele of *AtCNGC15* reveals a dual function of nuclear calcium release in the root meristem, *J. Exp. Bot.*, **74**, 2572-2584, doi: 10.1093/jxb/erad041.
 69. Tunc-Ozdemir, M., Tang, C., Ishka, M. R., Brown, E., Groves, N. R., Myers, C. T., Rato, C., Poulsen, L. R., McDowell, S., Miller, G., Mittler, R., and Harper, J. F. (2013) A cyclic nucleotide-gated channel (CNGC16) in pollen is critical for stress tolerance in pollen reproductive development, *Plant Physiol.*, **161**, 1010-1020, doi: 10.1104/pp.112.206888.
 70. Ladwig, F., Dahlke, R. I., Stührwoldt, N., Hartmann, J., Harter, K., and Sauter, M. (2015) Phytosulfokine regulates growth in *Arabidopsis* through a response module at the plasma membrane that includes CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED CHANNEL17, H⁺-ATPase, and BAK1, *Plant Cell*, **27**, 1718-1729, doi: 10.1105/tpc.15.00306.
 71. Meena, M. K., Prajapati, R., Krishna, D., Divakaran, K., Pandey, Y., Reichelt, M., Mathew, M. K., Boland, W., Mithöfer, A., and Vadassery, J. (2019) The Ca²⁺ channel CNGC19 regulates *Arabidopsis* defense against *spodoptera* herbivory, *Plant Cell*, **31**, 1539-1562, doi: 10.1105/tpc.19.00057.
 72. Wang, X., Ma, X., Wang, H., Li, B., Clark, G., Guo, Y., Roux, S., Sun, D., and Tang, W. (2015) Proteomic study of microsomal proteins reveals a key role for *Arabidopsis* annexin 1 in mediating heat stress-induced increase in intracellular calcium levels, *Mol. Cell. Proteomics*, **14**, 686-694, doi: 10.1074/mcp.M114.042697.
 73. Liu, Q., Ding, Y., Shi, Y., Ma, L., Wang, Y., Song, C., Wilkins, K. A., Davies, J. M., Knight, H., Knight, M. R., Gong, Z., Guo, Y., and Yang, S. (2021) The calcium transporter ANNEXIN1 mediates cold-induced calcium signaling and freezing tolerance in plants, *EMBO J.*, **40**, e104559, doi: 10.15252/embj.2020104559.
 74. Liu, T., Du, L., Li, Q., Kang, J., Guo, Q., and Wang, S. (2021) AtCRY2 negatively regulates the functions of AtANN2 and AtANN3 in drought tolerance by affecting their subcellular localization and transmembrane Ca²⁺ flow, *Front. Plant Sci.*, **12**, 754567, doi: 10.3389/fpls.2021.754567.
 75. Davies, J. (2014) Annexin-mediated calcium signalling in plants, *Plants*, **3**, 128-140, doi: 10.3390/plants3010128.
 76. Huh, S. M., Noh, E. K., Kim, H. G., Jeon, B. W., Bae, K., Hu, H.-C., Kwak, J. M., and Park, O. K. (2010) *Arabidopsis* annexins AnnAt1 and AnnAt4 interact with each other and regulate drought and salt stress responses, *Plant Cell Physiol.*, **51**, 1499-1514, doi: 10.1093/pcp/pcq111.
 77. Laohavisit, A., Shang, Z., Rubio, L., Cuin, T. A., Véry, A.-A., Wang, A., Mortimer, J. C., Macpherson, N., Coxon, K. M., Battey, N. H., Brownlee, C., Park, O. K., Sentenac, H., Shabala, S., Webb, A. A. R., and Davies, J. M. (2012) *Arabidopsis* Annexin1 mediates the radical-activated plasma membrane Ca²⁺- and K⁺-permeable conductance in root cells, *Plant Cell*, **24**, 1522-1533, doi: 10.1105/tpc.112.097881.
 78. Lichocka, M., Rymaszewski, W., Morgiewicz, K., Barymow-Filoniuk, I., Chlebowski, A., Sobczak, M., Samuel, M. A., Schmelzer, E., Krzymowska, M., and Hennig, J. (2018) Nucleus- and plastid-targeted annexin 5 promotes reproductive development in *Arabidopsis* and is essential for pollen and embryo formation, *BMC Plant Biol.*, **18**, 183, doi: 10.1186/s12870-018-1405-3.
 79. Zhu, J., Wu, X., Yuan, S., Qian, D., Nan, Q., An, L., and Xiang, Y. (2014) Annexin5 plays a vital role in *Arabidopsis* pollen development via Ca²⁺-dependent membrane trafficking, *PLoS One*, **9**, e102407, doi: 10.1371/journal.pone.0102407.
 80. Yadav, D., Ahmed, I., Shukla, P., Boyidi, P., and Kirti, P. (2016) Overexpression of *Arabidopsis AnnAt8* alleviates abiotic stress in transgenic *Arabidopsis* and tobacco, *Plants*, **5**, 18, doi: 10.3390/plants5020018.
 81. Evans, M. J., Choi, W.-G., Gilroy, S., and Morris, R. J. (2016) A ROS-assisted calcium wave dependent on the AtRBOHD NADPH oxidase and TPC1 cation channel propagates the systemic response to salt stress, *Plant Physiol.*, **171**, 1771-1784, doi: 10.1104/pp.16.00215.
 82. Yamanaka, T., Nakagawa, Y., Mori, K., Nakano, M., Imamura, T., Kataoka, H., Terashima, A., Iida, K., Kojima, I., Katagiri, T., Shinozaki, K., and Iida, H. (2010) MCA1 and MCA2 that mediate Ca²⁺ uptake have distinct and overlapping roles in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, **152**, 1284-1296, doi: 10.1104/pp.109.147371.
 83. Hattori, T., Otomi, Y., Nakajima, Y., Soga, K., Wakabayashi, K., Iida, H., and Hoson, T. (2020) MCA1 and MCA2 are involved in the response

- to hypergravity in *Arabidopsis* hypocotyls, *Plants*, **9**, 590, doi: 10.3390/plants9050590.
84. Yuan, F., Yang, H., Xue, Y., Kong, D., Ye, R., Li, C., Zhang, J., Theprungsirikul, L., Shrift, T., Krichilsky, B., Johnson, D. M., Swift, G. B., He, Y., Siedow, J. N., and Pei, Z.-M. (2014) OSCA1 mediates osmotic-stress-evoked Ca^{2+} increases vital for osmosensing in *Arabidopsis*, *Nature*, **514**, 367–371, doi: 10.1038/nature13593.
 85. Thor, K., Jiang, S., Michard, E., George, J., Scherzer, S., Huang, S., Dindas, J., Derbyshire, P., Leitão, N., DeFalco, T. A., Köster, P., Hunter, K., Kimura, S., Gronnier, J., Stransfeld, L., Kadota, Y., Bücherl, C. A., Charpentier, M., Wrzaczek, M., MacLean, D., Oldroyd, G. E. D., Menke, F. L. H., Roelfsema, M. R. G., Hedrich, R., Fejő, J., and Zipfel, C. (2020) The calcium-permeable channel OSCA1.3 regulates plant stomatal immunity, *Nature*, **585**, 569–573, doi: 10.1038/s41586-020-2702-1.
 86. Fang, X., Liu, B., Shao, Q., Huang, X., Li, J., Luan, S., and He, K. (2021) AtPiezo plays an important role in root cap mechanotransduction, *Int. J. Mol. Sci.*, **22**, 467, doi: 10.3390/ijms22010467.
 87. Radin, I., Richardson, R. A., Coomey, J. H., Weiner, E. R., Bascom, C. S., Li, T., Bezanilla, M., and Haswell, E. S. (2021) Plant PIEZO homologs modulate vacuole morphology during tip growth, *Science*, **373**, 586–590, doi: 10.1126/science.abe6310.
 88. Tran, D., Galletti, R., Neumann, E. D., Dubois, A., Sharif-Naeini, R., Geitmann, A., Frachisse, J.-M., Hamant, O., and Ingram, G. C. (2017) A mechanosensitive Ca^{2+} channel activity is dependent on the developmental regulator DEK1, *Nat. Commun.*, **8**, 1009, doi: 10.1038/s41467-017-00878-w.
 89. Lee, C. P., Maksaev, G., Jensen, G. S., Murcha, M. W., Wilson, M. E., Fricker, M., Hell, R., Haswell, E. S., Millar, A. H., and Sweetlove, L. J. (2016) MSL1 is a mechanosensitive ion channel that dissipates mitochondrial membrane potential and maintains redox homeostasis in mitochondria during abiotic stress, *Plant J.*, **88**, 809–825, doi: 10.1111/tpj.13301.
 90. Hamilton, E. S., Schlegel, A. M., and Haswell, E. S. (2015) United in diversity: mechanosensitive ion channels in plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **66**, 113–137, doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-114700.
 91. Hamilton, E. S., Jensen, G. S., Maksaev, G., Katims, A., Sherp, A. M., and Haswell, E. S. (2015) Mechanosensitive channel MSL8 regulates osmotic forces during pollen hydration and germination, *Science*, **350**, 438–441, doi: 10.1126/science.aac6014.
 92. Haswell, E. S., Peyronnet, R., Barbier-Brygoo, H., Meyerowitz, E. M., and Frachisse, J.-M. (2008) Two MscS homologs provide mechanosensitive channel activities in the *Arabidopsis* root, *Curr. Biol.*, **18**, 730–734, doi: 10.1016/j.cub.2008.04.039.
 93. Moe-Lange, J., Gappel, N. M., Machado, M., Wudick, M. M., Sies, C. S. A., Schott-Verdugo, S. N., Bonus, M., Mishra, S., Hartwig, T., Bezruczyk, M., Basu, D., Farmer, E. E., Gohlke, H., Malkovskiy, A., Haswell, E. S., Lercher, M. J., Ehrhardt, D. W., Frommer, W. B., and Kleist, T. J. (2021) Interdependence of a mechanosensitive anion channel and glutamate receptors in distal wound signaling, *Sci. Adv.*, **7**, eabg4298, doi: 10.1126/sciadv.abg4298.
 94. Tran, D., Girault, T., Guichard, M., Thomine, S., Leblanc-Fournier, N., Moullia, B., De Langre, E., Allain, J.-M., and Frachisse, J.-M. (2021) Cellular transduction of mechanical oscillations in plants by the plasma-membrane mechanosensitive channel MSL10, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **118**, e1919402118, doi: 10.1073/pnas.1919402118.
 95. Guerringue, Y., Thomine, S., and Frachisse, J.-M. (2018) Sensing and transducing forces in plants with MSL10 and DEK1 mechanosensors, *FEBS Lett.*, **592**, 1968–1979, doi: 10.1002/1873-3468.13102.
 96. Basu, D., and Haswell, E. S. (2020) The mechanosensitive ion channel MSL10 potentiates responses to cell swelling in *Arabidopsis* seedlings, *Curr. Biol.*, **30**, 2716–2728.e6, doi: 10.1016/j.cub.2020.05.015.
 97. Hedrich, R., and Geiger, D. (2017) Biology of SLAC1-type anion channels – from nutrient uptake to stomatal closure, *New Phytol.*, **216**, 46–61, doi: 10.1111/nph.14685.
 98. Barbier-Brygoo, H., De Angeli, A., Filleur, S., Frachisse, J.-M., Gambale, F., Thomine, S., and Wege, S. (2011) Anion channels/transporters in plants: from molecular bases to regulatory networks, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **62**, 25–51, doi: 10.1146/annurev-arplant-042110-103741.
 99. Lehmann, J., Jørgensen, M. E., Fratz, S., Müller, H. M., Kusch, J., Scherzer, S., Navarro-Retamal, C., Mayer, D., Böhm, J., Konrad, K. R., Terpitz, U., Dreyer, I., Mueller, T. D., Sauer, M., Hedrich, R., Geiger, D., and Maierhofer, T. (2021) Acidosis-induced activation of anion channel SLAH3 in the flooding-related stress response of *Arabidopsis*, *Curr. Biol.*, **31**, 3575–3585.e9, doi: 10.1016/j.cub.2021.06.018.
 100. Ye, W., Koya, S., Hayashi, Y., Jiang, H., Oishi, T., Kato, K., Fukatsu, K., and Kinoshita, T. (2021) Identification of genes preferentially expressed in stomatal guard cells of *Arabidopsis thaliana* and involvement of the aluminum-activated malate transporter 6 vacuolar malate channel in stomatal opening, *Front. Plant Sci.*, **12**, 744991, doi: 10.3389/fpls.2021.744991.
 101. Meyer, S., Scholz-Starke, J., De Angeli, A., Kovermann, P., Burla, B., Gambale, F., and Martinoia, E. (2011) Malate transport by the vacuolar AtALMT6 channel in guard cells is subject to multiple regulation: AtALMT6 mediates malate transport in guard cells, *Plant J.*, **67**, 247–257, doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04587.x.

102. Boccaccio, A., Picco, C., Di Zanni, E., and Scholz-Starke, J. (2022) Phospholipid scrambling by a TMEM16 homolog of *Arabidopsis thaliana*, *FEBS J.*, **289**, 2578-2592, doi: 10.1111/febs.16279.
103. Zhang, H., Zhao, F.-G., Tang, R.-J., Yu, Y., Song, J., Wang, Y., Li, L., and Luan, S. (2017) Two tonoplast MATE proteins function as turgor-regulating chloride channels in *Arabidopsis*, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **114**, E2036-E2045, doi: 10.1073/pnas.1616203114.
104. Herdean, A., Teardo, E., Nilsson, A. K., Pfeil, B. E., Johansson, O. N., Ünneper, R., Nagy, G., Zsiros, O., Dana, S., Solymosi, K., Garab, G., Szabó, I., Spetea, C., and Lundin, B. (2016) A voltage-dependent chloride channel fine-tunes photosynthesis in plants, *Nat. Commun.*, **7**, 11654, doi: 10.1038/ncomms11654.
105. Cuin, T., Dreyer, I., and Michard, E. (2018) The role of potassium channels in *Arabidopsis thaliana* long distance electrical signalling: AKT2 modulates tissue excitability while GORK shapes action potentials, *Int. J. Mol. Sci.*, **19**, 926, doi: 10.3390/ijms19040926.
106. Demidchik, V., Cuin, T. A., Svistunenko, D., Smith, S. J., Miller, A. J., Shabala, S., Sokolik, A., and Yurin, V. (2010) *Arabidopsis* root K⁺-efflux conductance activated by hydroxyl radicals: single-channel properties, genetic basis and involvement in stress-induced cell death, *J. Cell Sci.*, **123**, 1468-1479, doi: 10.1242/jcs.064352.
107. Gaymard, F., Pilot, G., Lacombe, B., Bouchez, D., Bruneau, D., Boucherez, J., Michaux-Ferrière, N., Thibaud, J.-B., and Sentenac, H. (1998) Identification and disruption of a plant shaker-like outward channel involved in K⁺ release into the xylem sap, *Cell*, **94**, 647-655, doi: 10.1016/S0092-8674(00)81606-2.
108. Lebaudy, A., Pascaud, F., Véry, A.-A., Alcon, C., Dreyer, I., Thibaud, J.-B., and Lacombe, B. (2010) Preferential KAT1-KAT2 heteromerization determines inward K⁺ current properties in *Arabidopsis* guard cells, *J. Biol. Chem.*, **285**, 6265-6274, doi: 10.1074/jbc.M109.068445.
109. Jeanguenin, L., Alcon, C., Duby, G., Boeglin, M., Chérel, I., Gaillard, I., Zimmermann, S., Sentenac, H., and Véry, A.-A. (2011) AtKC1 is a general modulator of *Arabidopsis* inward Shaker channel activity: Modulatory subunit of inward K⁺ channel activity, *Plant J.*, **67**, 570-582, doi: 10.1111/j.1365-313X.2011.04617.x.
110. Kwak, J. M., Murata, Y., Baizabal-Aguirre, V. M., Merrill, J., Wang, M., Kemper, A., Hawke, S. D., Tallman, G., and Schroeder, J. I. (2001) Dominant negative guard cell K⁺ channel mutants reduce inward-rectifying K⁺ currents and light-induced stomatal opening in *Arabidopsis*, *Plant Physiol.*, **127**, 473-485, doi: 10.1104/pp.010428.
111. Michard, E., Dreyer, I., Lacombe, B., Sentenac, H., and Thibaud, J.-B. (2005) Inward rectification of the AKT2 channel abolished by voltage-dependent phosphorylation: regulation of AKT2 by phosphorylation, *Plant J.*, **44**, 783-797, doi: 10.1111/j.1365-313X.2005.02566.x.
112. Gobert, A., Isayenkov, S., Voelker, C., Czempinski, K., and Maathuis, F. J. M. (2007) The two-pore channel *TPK1* gene encodes the vacuolar K⁺ conductance and plays a role in K⁺ homeostasis, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **104**, 10726-10731, doi: 10.1073/pnas.0702595104.
113. Becker, D., Geiger, D., Dunkel, M., Roller, A., Bertl, A., Latz, A., Carpaneto, A., Dietrich, P., Roelfsema, M. R. G., Voelker, C., Schmidt, D., Mueller-Roeber, B., Czempinski, K., and Hedrich, R. (2004) AtTPK4, an *Arabidopsis* tandem-pore K⁺ channel, poised to control the pollen membrane voltage in a pH- and Ca²⁺-dependent manner, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **101**, 15621-15626, doi: 10.1073/pnas.0401502101.
114. Rocchetti, A., Sharma, T., Wulfetange, C., Scholz-Starke, J., Grippa, A., Carpaneto, A., Dreyer, I., Vitale, A., Czempinski, K., and Pedrizzini, E. (2012) The putative K⁺ channel subunit AtKCO3 forms stable dimers in *Arabidopsis*, *Front. Plant Sci.*, **3**, 251, doi: 10.3389/fpls.2012.00251.
115. Li, D.-D., Guan, H., Li, F., Liu, C.-Z., Dong, Y.-X., Zhang, X.-S., and Gao, X.-Q. (2017) *Arabidopsis* shaker pollen inward K⁺ channel SPIK functions in SnRK1 complex-regulated pollen hydration on the stigma: SPIK functions in pollen hydration on stigma, *J. Integr. Plant Biol.*, **59**, 604-611, doi: 10.1111/jipb.12563.
116. Jammes, F., Hu, H.-C., Villiers, F., Bouten, R., and Kwak, J. M. (2011) Calcium-permeable channels in plant cells: plant calcium channels, *FEBS J.*, **278**, 4262-4276, doi: 10.1111/j.1742-4658.2011.08369.x.
117. Basu, D., and Haswell, E. S. (2017) Plant mechanosensitive ion channels: an ocean of possibilities, *Curr. Opin. Plant Biol.*, **40**, 43-48, doi: 10.1016/j.pbi.2017.07.002.
118. Mori, K., Renhu, N., Naito, M., Nakamura, A., Shiba, H., Yamamoto, T., Suzuki, T., Iida, H., and Miura, K. (2018) Ca²⁺-permeable mechanosensitive channels MCA1 and MCA2 mediate cold-induced cytosolic Ca²⁺ increase and cold tolerance in *Arabidopsis*, *Sci. Rep.*, **8**, 550, doi: 10.1038/s41598-017-17483-y.
119. Zhang, Z., Tong, X., Liu, S.-Y., Chai, L.-X., Zhu, F.-F., Zhang, X.-P., Zou, J.-Z., and Wang, X.-B. (2019) Genetic analysis of a Piezo-like protein suppressing systemic movement of plant viruses in *Arabidopsis thaliana*, *Sci. Rep.*, **9**, 3187, doi: 10.1038/s41598-019-39436-3.
120. Véry, A.-A., and Sentenac, H. (2003) Molecular mechanisms and regulation of K⁺ transport in higher plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, **54**, 575-603, doi: 10.1146/annurev.arplant.54.031902.134831.

121. Vincent, T. R., Avramova, M., Canham, J., Higgins, P., Bilkey, N., Mugford, S. T., Pitino, M., Toyota, M., Gilroy, S., Miller, A. J., Hogenhout, S. A., and Sanders, D. (2017) Interplay of plasma membrane and vacuolar ion channels, together with BAK1, elicits rapid cytosolic calcium elevations in *Arabidopsis* during aphid feeding, *Plant Cell*, **29**, 1460–1479, doi: 10.1105/tpc.17.00136.
122. Fichman, Y., and Mittler, R. (2021) Integration of electric, calcium, reactive oxygen species and hydraulic signals during rapid systemic signaling in plants, *Plant J.*, **107**, 7–20, doi: 10.1111/tpj.15360.
123. Yu, B., Wu, Q., Li, X., Zeng, R., Min, Q., and Huang, J. (2022) Glutamate receptor-like gene *OsGLR3.4* is required for plant growth and systemic wound signaling in rice (*Oryza sativa*), *New Phytol.*, **233**, 1238–1256, doi: 10.1111/nph.17859.
124. Kong, D., Hu, H.-C., Okuma, E., Lee, Y., Lee, H. S., Munemasa, S., Cho, D., Ju, C., Pedoeim, L., Rodriguez, B., Wang, J., Im, W., Murata, Y., Pei, Z.-M., and Kwak, J. M. (2016) L-Met activates *Arabidopsis* GLR Ca^{2+} channels upstream of ROS production and regulates stomatal movement, *Cell Rep.*, **17**, 2553–2561, doi: 10.1016/j.celrep.2016.11.015.
125. Velez, K. M., Maksaev, G., Frick, E. M., January, E., Kloepper, S. C., and Haswell, E. S. (2014) *Arabidopsis* MSL10 has a regulated cell death signaling activity that is separable from its mechanosensitive ion channel activity, *Plant Cell*, **26**, 3115–3131, doi: 10.1105/tpc.114.128082.
126. Xue, N., Zhan, C., Song, J., Li, Y., Zhang, J., Qi, J., and Wu, J. (2022) The glutamate receptor-like 3.3 and 3.6 mediate systemic resistance to insect herbivores in *Arabidopsis*, *J. Exp. Bot.*, **73**, 7611–7627, doi: 10.1093/jxb/erac399.
127. Bellandi, A., Papp, D., Breakspear, A., Joyce, J., Johnston, M. G., de Keijzer, J., Raven, E. C., Ohtsu, M., Vincent, T. R., Miller, A. J., Sanders, D., Hogenhout, S. A., Morris, R. J., and Faulkner, C. (2022) Diffusion and bulk flow of amino acids mediate calcium waves in plants, *Sci. Adv.*, **8**, eabo6693, doi: 10.1126/sciadv.abo6693.
128. Hu, C., Duan, S., Zhou, J., and Yu, J. (2021) Characteristics of herbivory/wound-elicited electrical signal transduction in tomato, *Front. Agr. Sci. Eng.*, **8**, 292–301, doi: 10.15302/J-FASE-2021395.
129. Scherzer, S., Böhm, J., Huang, S., Iosip, A. L., Kreuzer, I., Becker, D., Heckmann, M., Al-Rasheid, K. A. S., Dreyer, I., and Hedrich, R. (2022) A unique inventory of ion transporters poises the Venus flytrap to fast-propagating action potentials and calcium waves, *Curr. Biol.*, **32**, 4255–4263.e5, doi: 10.1016/j.cub.2022.08.051.
130. Hedrich, R., and Kreuzer, I. (2023) Demystifying the Venus flytrap action potential, *New Phytol.*, **239**, 2108–2112, doi: 10.1111/nph.19113.
131. Zeng, H., Zhao, B., Wu, H., Zhu, Y., and Chen, H. (2020) Comprehensive *in silico* characterization and expression profiling of nine gene families associated with calcium transport in soybean, *Agronomy*, **10**, 1539, doi: 10.3390/agronomy10101539.
132. Maksaev, G., and Haswell, E. S. (2012) MscS-Like10 is a stretch-activated ion channel from *Arabidopsis thaliana* with a preference for anions, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **109**, 19015–19020, doi: 10.1073/pnas.1213931109.
133. Choi, W.-G., Toyota, M., Kim, S.-H., Hilleary, R., and Gilroy, S. (2014) Salt stress-induced Ca^{2+} waves are associated with rapid, long-distance root-to-shoot signaling in plants, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **111**, 6497–6502, doi: 10.1073/pnas.1319955111.
134. Kiep, V., Vadassery, J., Lattke, J., Maaß, J., Boland, W., Peiter, E., and Mithöfer, A. (2015) Systemic cytosolic Ca^{2+} elevation is activated upon wounding and herbivory in *Arabidopsis*, *New Phytol.*, **207**, 996–1004, doi: 10.1111/nph.13493.
135. Cui, Y., Lu, S., Li, Z., Cheng, J., Hu, P., Zhu, T., Wang, X., Jin, M., Wang, X., Li, L., Huang, S., Zou, B., and Hua, J. (2020) CYCLIC NUCLEOTIDE-GATED ION CHANNELS 14 and 16 promote tolerance to heat and chilling in rice, *Plant Physiol.*, **183**, 1794–1808, doi: 10.1104/pp.20.00591.
136. Finka, A., Cuendet, A. F. H., Maathuis, F. J. M., Saidi, Y., and Goloubinoff, P. (2012) Plasma membrane cyclic nucleotide gated calcium channels control land plant thermal sensing and acquired thermotolerance, *Plant Cell*, **24**, 3333–3348, doi: 10.1105/tpc.112.095844.

ION CHANNELS IN ELECTRICAL SIGNALING IN HIGHER PLANTS

Review

M. A. Mudrilov, M. M. Ladeynova, D. V. Kuznetsova, and V. A. Vodeneev*

Lobachevsky State University of Nizhni Novgorod — National Research University, Department of Biophysics, 603022 Nizhny Novgorod, Russia; e-mail: v.vodeneev@mail.ru

Electrical signals (ESs) of plants occurring under the action of various external factors play an important role in adaptation to changing environmental conditions. The generation of ESs in higher plant cells is associated

with the activation of Ca^{2+} , K^+ , and anion fluxes, as well as changes in the activity of plasma membrane H^+ -ATPase. In the present review, the molecular nature of ion channels contributing to ESs transmission in higher plants is analyzed based on the comparison of data from molecular-genetic and electrophysiological studies. Based on such characteristics of ion channels as selectivity, activation mechanism, and intracellular and tissue localization, those ion channels that meet the requirements for potential participants of ESs generation were selected from a wide variety of ion channels in higher plants. Analysis of the data of experimental studies performed on mutants with suppressed or enhanced expression of a certain channel gene revealed those channels whose activation contributes to ESs formation. The channels responsible for Ca^{2+} flux during ESs generation include channels of GLR family, for K^+ flux – GORK, for anions – MSL. Consideration of the prospects for further studies suggests the need to combine electrophysiological and genetic approaches along with the analysis of ion concentrations in intact plants within a single study.

Keywords: electrical signals in plants, long-distance signals, ion channels, action potential, variation potential